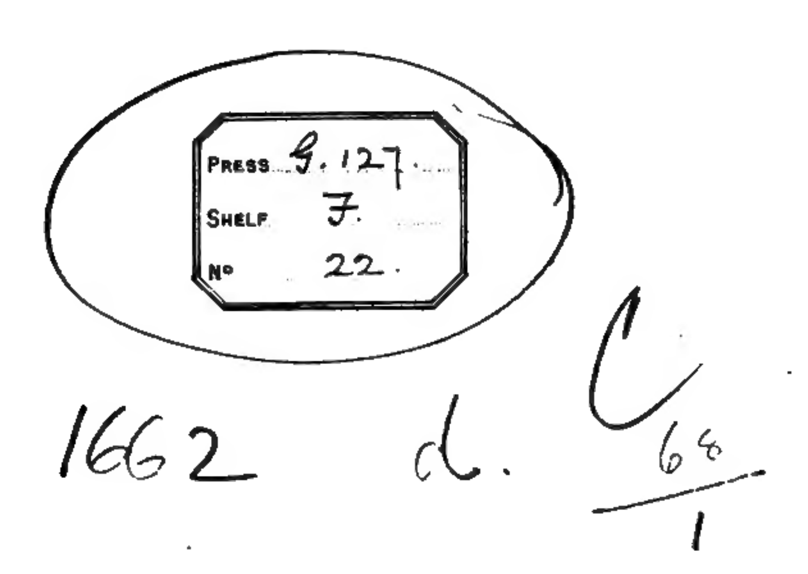
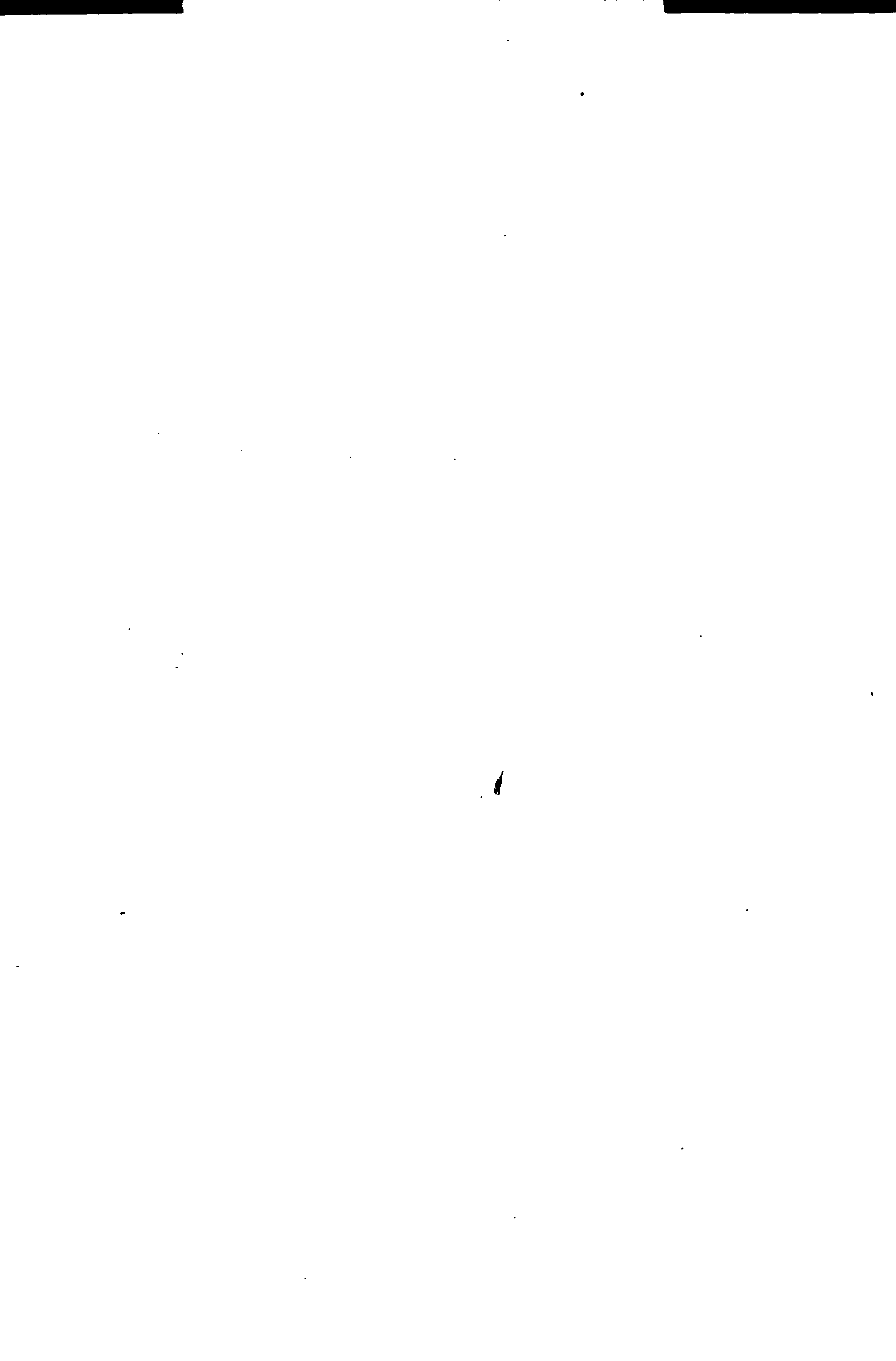






PRESS 9.127
SHELF 7.
No 22.







# HANDBUCH

DER

# PHYSIOLOGIE.

# HANDBUCH

DER

# PHYSIOLOGIE

bearbeitet von

Prof. H. AUBERT in Rostock, Prof. C. ECKHARD in Giessen, Prof. TH. W. ENGELMANN in Utrecht, Prof. S. EXNER in Wien, Prof. A. FICK in Würzburg, Prof. O. FUNKE in Freiburg, Dr. P. GRÜTZNER in Breslau, Prof. R. HEIDENHAIN in Breslau, Prof. V. HENSEN in Kiel, Prof. E. HERING in Prag, Prof. L. HERMANN in Zürich, Prof. H. HUPPERT in Prag, Prof. W. KÜHNE in Heidelberg, Prof. B. LUCHSINGER in Bern, Prof. R. MALY in Graz, Prof. SIGM. MAYER in Prag, Prof. O. NASSE in Halle, Prof. A. ROLLETT in Graz, Prof. J. ROSENTHAL in Erlangen, Prof. M. v. VINTSCHGAU in Innsbruck, Prof. C. v. VOIT in München, Prof. W. v. WITTICH in Königsberg, Prof. N. ZUNTZ in Bonn.

Herausgegeben

von

**DR. L. HERMANN,**

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZÜRICH.




## ERSTER BAND.

I. THEIL.

LEIPZIG,

VERLAG VON F. C. W. VOGEL.

1879.

# HANDBUCH DER PHYSIOLOGIE

DER

# BEWEGUNGSAPPARATE.




## ERSTER THEIL.

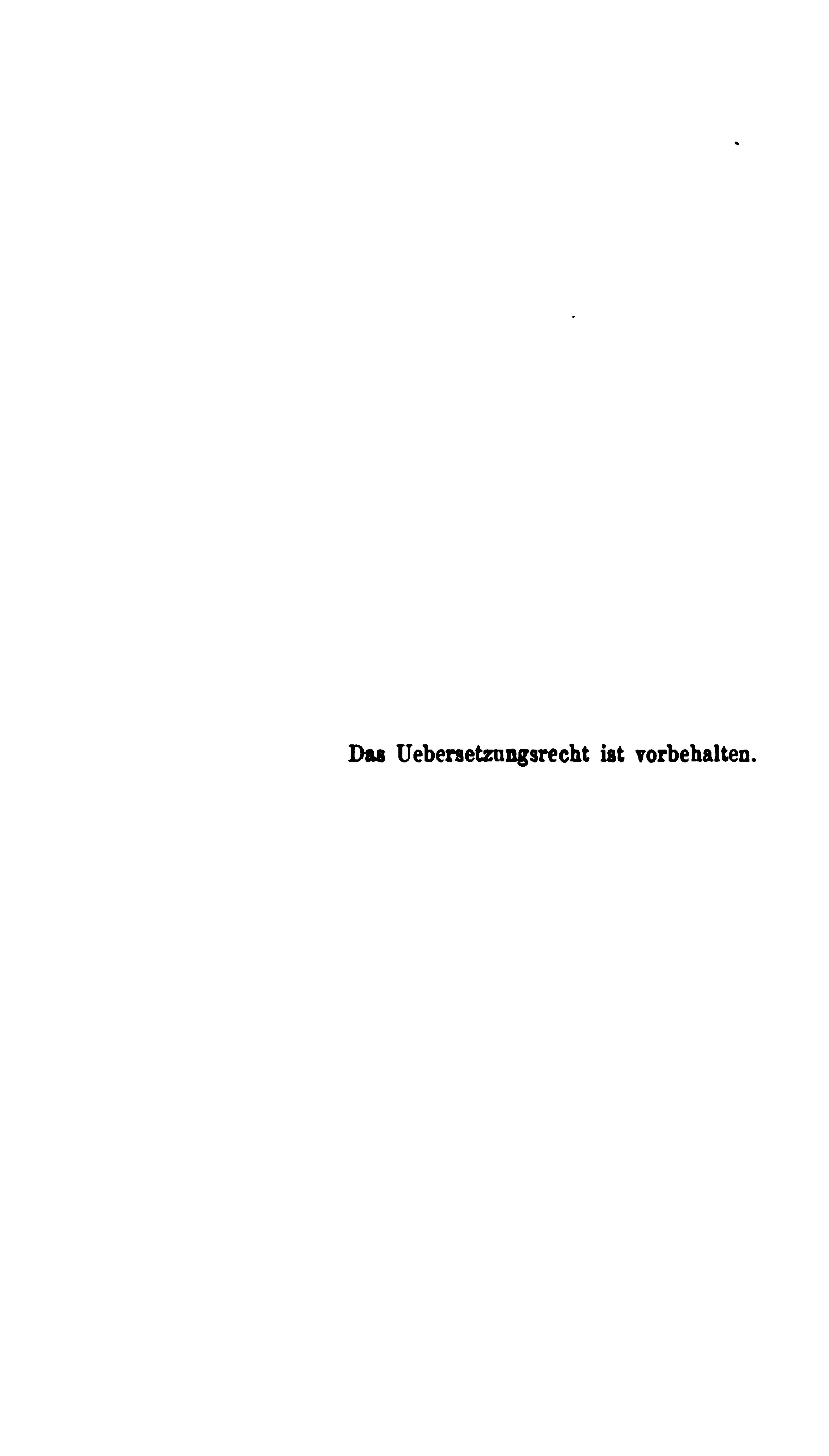
ALLGEMEINE MUSKELPHYSIK
VON PROF. L. HERMANN.

CHEMIE UND STOFFWECHSEL DER MUSKELN
VON PROF. O. NASSE.

FLIMMER- UND PROTOPLASMABEWEGUNG
VON PROF. TH. W. ENGELMANN.

MIT 60 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,
VERLAG VON F. C. W. VOGEL.
1879.






# Vorwort des Herausgebers.

Seit RUDOLPH WAGNER's Handwörterbuch, also seit etwa dreissig Jahren, ist in Deutschland der Versuch nicht wiederholt worden, eine erschöpfende quellenmässige Darstellung der Physiologie zu geben. An Grundrissen und Lehrbüchern für den Unterricht hat es nie gefehlt; von grösseren Handbüchern ist nur eine sehr kleine Zahl geliefert worden, welche aber ebenfalls das Bedürfniss des Unterrichts in den Vordergrund stellten und deshalb zahlreiche Einzelheiten zu übergehen genöthigt waren. Ueberdies haben diese letzteren Werke, welche zu den hervorragendsten Erscheinungen der physiologischen Literatur gehörten, sämmtlich das Schicksal gehabt, dass ihre Verfasser nach einer Anzahl von Auflagen sich nicht entschliessen konnten, die in der Physiologie unaufhörlich nöthig werdende intensive Umarbeitung des Stoffes fortzusetzen. Heute aber würde selbst eine einmalige erschöpfende Darstellung des augenblicklichen Standes der Wissenschaft die Kräfte eines Einzelnen überschreiten, zumal wenn derselbe seine Zeit hauptsächlich dem Unterricht und der Forschung zu widmen hat; und in dieser Lage sind die meisten Physiologen.

Das Bedürfniss nach einer solchen Darstellung hat aber fortwährend zugenommen. Tief greift die Physiologie in alle Gebiete medicinischen Denkens ein, und die zahlreichen bei ihr Aufklärung Suchenden sind durch eine schulmässige Bearbeitung nicht befriedigt, sondern verlangen absolut vollständige Angabe der ermittelten Thatsachen, und namentlich auch genaue Verweisung auf die Quellen.

Das Auskunftsmittel, durch gemeinsame Arbeit Mehrerer das sehnlich herbeigewünschte Werk zu Stande zu bringen, lag um so näher, als schon einmal die Physiologie in dieser Weise bearbeitet war. Freilich war dieses Vorbild insofern wenig ermuthigend, als dem Handwörterbuche die Homogenität fast vollständig fehlte; der

überaus lockere Zusammenhang der einzelnen Arbeiten konnte wirklich kaum glücklicher ausgedrückt werden, als durch eine lediglich alphabetische Anordnung. Es fragte sich überhaupt, ob die Physiologie, deren einzelne Gegenstände überall auf das Complicirteste ineinandergreifen, auch nur entfernt so geeignet ist zu einer Vertheilung auf eine Anzahl von Bearbeitern, wie etwa die Pathologie oder Chirurgie.

Jedenfalls musste der Versuch gemacht werden, wenn überhaupt ein umfassendes Werk zu Stande kommen sollte. Seit Jahren wurde dieser Gedanke in physiologischen Kreisen vielfach erwogen und besprochen. Der Muth zu dem Unternehmen fehlte aber, und auch der Herausgeber dieses Werkes hätte ihn nicht gefunden, wäre ihm nicht von hervorragenden Fachgenossen die Aufgabe ans Herz gelegt worden, und hätte er nicht, als er, nach wiederholtem Ablehnen der Verlagshandlung gegenüber, endlich an einen Versuch ging, in der bereitwilligen Zusage vieler ausgezeichneter deutscher Physiologen die entschiedenste Aufmunterung erhalten.

Vielleicht wäre es besser gewesen, den Stoff in eine weit geringere Zahl von Bearbeitungsantheilen zu zerlegen; allein die Mitarbeit der Meisten konnte nur dadurch erkauft werden, dass ihre Aufgabe nicht zu gross wurde; die Vertiefung konnte übrigens durch Kleinheit der Einzelaufgaben nur gewinnen.

Eine der grössten Schwierigkeiten, welche die Vertheilung unter so viele Bearbeiter mit sich bringt, ist die Herstellung einer übereinstimmenden Behandlungsweise; doch hoffen wir in dieser Hinsicht weit mehr erreicht zu haben als unsre Vorgänger vor dreissig Jahren. Die Abhandlungen des Handwörterbuchs waren grossentheils Original-Untersuchungen. So sehr hierdurch einzelnen derselben ein unsterblicher Werth gesichert ist, so wenig war mit der Tendenz, eine Anzahl auf directe Forschung gegründeter Monographien zu liefern, eine einheitliche Bearbeitung vereinbar. In unserm Werke soll grade umgekehrt der Verfasser nur als kritischer und in allen Theilen seines Gegenstandes durch eigene Arbeit erfahrener Berichterstatter auftreten; die Mitarbeiter sind übereingekommen, das Werk im Allgemeinen nicht als Publicationsmittel neuer Untersuchungen zu benutzen. Hierdurch wird die Einheit der Bearbeitung wesentlich erleichtert.

Ganz wird sie, bei aller gegenseitigen Anpassung in Aeusserlichkeiten, natürlich nie erreicht werden können. Männern, wie sie hier als Bearbeiter auftreten, konnte nicht zugemuthet werden, ihre persönliche Gewohnheit der Darstellung wesentlich zu modificiren. Ja, es wird sogar vorkommen können, dass Meinungsverschiedenheiten einzelner Bearbeiter über gewisse Dinge hervortreten; denn am wenigsten ist zu wünschen, dass ein Urtheil modificirt werde lediglich dem zufälligen Umstande zu Liebe, dass ein anders Urtheilender an dem gleichen Werke mitarbeitet. Freilich ist es möglichst verhütet worden, dass Mehrere sich über den gleichen Gegenstand äussern; ein allzu ängstlicher Zwang in letzterer Beziehung würde jedoch einen Grad redactionellen Eingreifens erfordert haben, der, schon an sich bedenklich, dem Werke an Originalität und Frische Abbruch gethan hätte. Es bedarf übrigens kaum der Erwähnung, dass sich die Verantwortlichkeit des Herausgebers nicht weiter erstreckt, als auf die allgemeine Vertheilung der Bearbeitungsaufgaben, und die Verhütung von Lücken und Doppeldarstellungen, letzteres mit der eben erwähnten Einschränkung.

Ueber die Principien, welche der Bearbeitung zu Grunde gelegt worden sind, ist kaum etwas zu sagen nöthig. Dass treue Wiedergabe der Thatsachen in erster Linie steht, theoretische Anschauungen nur mit inductiver Begründung und mit der nöthigen Reserve angehängt werden, versteht sich bei Bearbeitern, welche grossentheils eine lange Forscherlaufbahn hinter sich haben, von selbst. Eine einleitende Belehrung über Aufgabe und Forschungsweise der Physiologie hat der Herausgeber für entbehrlich gehalten, da das Werk schwerlich zum ersten Unterricht dienen wird, und über die Wege, auf welchen eine Naturwissenschaft Erfolge erringt, weder Zweifel bestehen noch etwas Neues gesagt werden kann. Dem inductiven Character der ganzen Darstellungsweise hätte es entsprochen, eine Geschichte der physiologischen Forschung voranzustellen; indess ist es nicht gelungen einen Bearbeiter für diesen schwierigen Gegenstand zu gewinnen; dafür ist bei den einzelnen Thatsachen der historischen Entwicklung ihrer Erkenntniss möglichst Rechnung getragen worden.

Eine vielleicht sehr anfechtbare Seite unsres Handbuchs ist die

Eintheilung und die Reihenfolge der Gegenstände, welche aber zum Glück bei einem so ausführlichen Werke eine ungleich geringere Bedeutung hat als bei einem zum ersten Unterricht bestimmten Lehrbuche. Ausser der bekannten Schwierigkeit den physiologischen Lehrstoff nach einem guten Princip einzutheilen, wirkte hier erschwerend die Nothwendigkeit, für die Abgrenzung der Einzelaufgaben die Neigung, Forscherthätigkeit und disponible Arbeitskraft der Mitarbeiter, für die Gruppirung die Herstellung einzeln verkäuflicher Bände zu berücksichtigen. Dies Alles wolle man bei der Kritik der Vertheilung in billige Erwägung ziehen. Von mehr grundsätzlicher Bedeutung ist die Frage, ob man nicht, wie dem Herausgeber von mehreren Seiten empfohlen wurde, den Entwicklungsprincipien insofern Rechnung tragen sollte, als das elementarere Organ dem einer höheren Stufe angehörigen vorangestellt würde; die Protoplasmabewegung hätte dann dem Muskel, der Temperatur- und Tastsinn dem Auge vorausgehen müssen. Wenn nicht so verfahren wurde, so rechtfertigt sich dies mit der allgemein durchgeführten inductiven Tendenz. Erstens sind die Lehren der Organdescendenz erst Inductionsschlüsse, welche schon eine hohe Entwicklung der Detailkenntnisse zur Voraussetzung haben; zweitens war auch der historische Weg der Erkenntniss keineswegs der vom Einfacheren zum Complicirteren; das Protoplasma wurde erst einigermaassen verständlich auf Grund zahlreicher Forschungen am Muskel, und kann nicht behandelt werden, ohne zahlreiche am Muskel gewonnene Begriffe vorauszusetzen.

Elementare Verständlichkeit schien, auch wenn das Werk für den ersten Unterricht wenig in Frage kommen sollte, ein sehr wünschenswerthes Ziel. Höhere Rechnung konnte natürlich nicht ausgeschlossen werden, ist aber durchweg in den kleineren Druck verwiesen worden. Hinsichtlich der Illustrationen wurde nicht gekargt, wo sie das Verständniss zu fördern scheinen, dagegen kein Luxus getrieben, um das Werk nicht unnöthig zu vertheuern. Dass die Entwicklungsgeschichte, welche längst eine selbstständige Wissenschaft bildet, in das Handbuch nicht aufgenommen wurde, wird keiner Rechtfertigung bedürfen.

Zürich, im Mai 1879. **L. Hermann.**

# INHALTSVERZEICHNISS

zu Band I. Theil 1.

---

## PHYSIOLOGIE DER BEWEGUNGSAPPARATE. I.

## Allgemeine Muskelphysik

von

PROF. L. HERMANN.

---

## Chemie und Stoffwechsel der Muskeln

von

PROF. O. NASSE.*



---

* (Ueber die Physiologie der glatten Muskeln vgl. den fünften Band dieses Handbuchs.)

---

## Die Protoplasma- und Flimmerbewegung

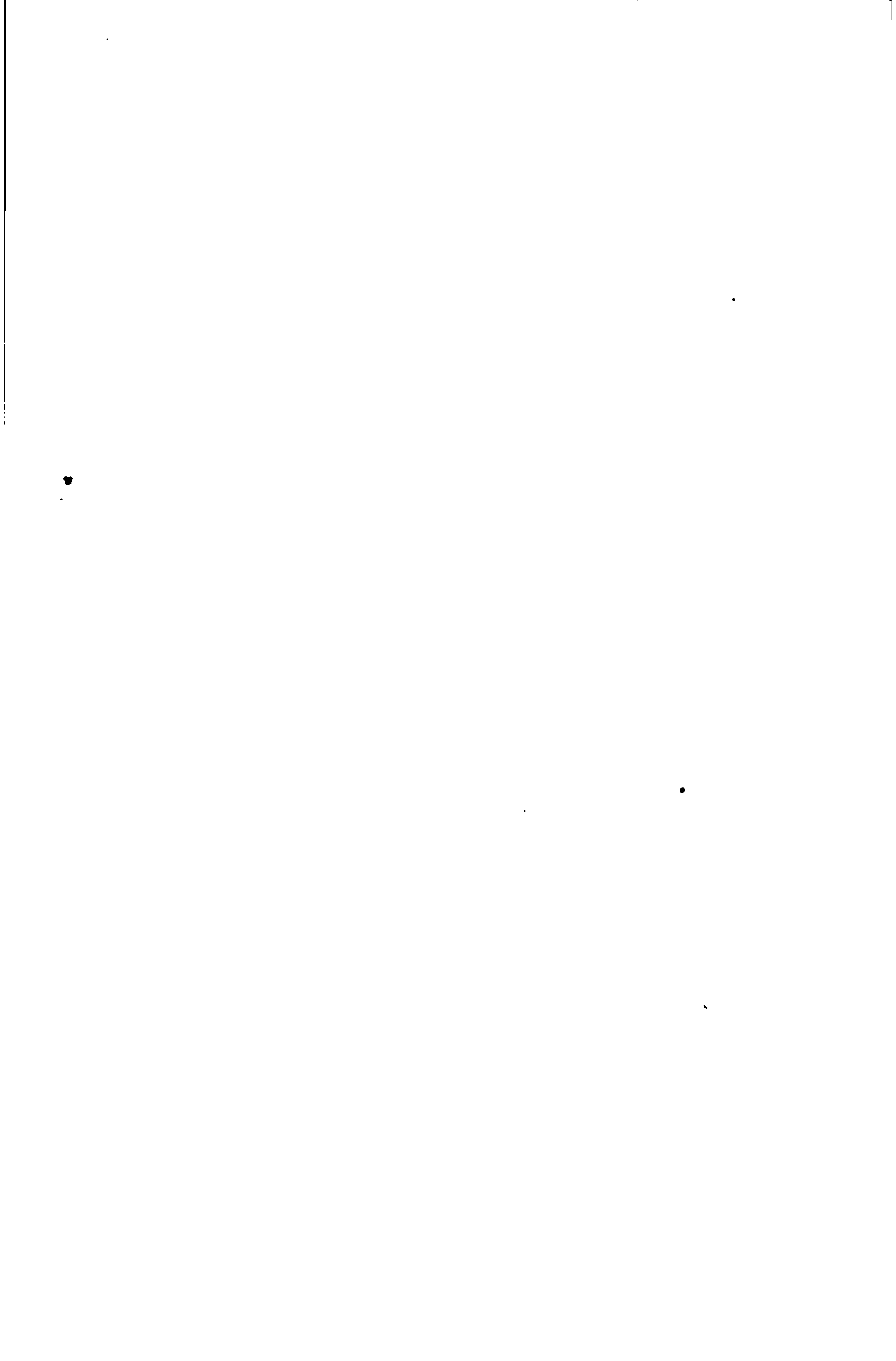
von

PROF. TH. W. ENGELMANN.

# ALLGEMEINE MUSKELPHYSIK

VON

PROF. DR. L. HERMANN IN ZÜRICH.



# EINLEITUNG.

Muskeln nennt man diejenigen gefaserten Gewebe, welche die Fähigkeit besitzen, in der Richtung der Faserung sich durch innere Kräfte vorübergehend zu verkürzen. Fast alle activen Bewegungen innerhalb des Organismus, und ebenso sämmtliche activen Einwirkungen desselben auf die Aussenwelt, beruhen auf dieser vorübergehenden Contraction.

Nach dem anatomischen Bau zerfallen die Muskeln in zwei Arten, solche mit quergestreiften und solche mit nicht quergestreiften, sog. glatten Fasern; oder, kurzweg, quergestreifte und glatte Muskeln; erstere mit schneller und rasch nachlassender, letztere mit langsam eintretender und langsam schwindender Verkürzung begabt, erstere zugleich grösstentheils im Bereich der dem Willen unterzogenen und in ihrer Thätigkeit von sinnlichen Einwirkungen beherrschten Organe angebracht, und deshalb auch „animalische" Muskeln genannt, letztere hauptsächlich den maschinenmässig und von äusseren Einwirkungen wenig abhängigen Eingeweiden eigen und als „organische" Muskeln bezeichnet. Jedoch ist diese zweite Art der Sonderung nicht streng durchführbar, da das Herz zu den letzteren Organen gehört, und dennoch quergestreifte Muskelfasern hat; es besitzt aber, dem ersteren Trennungsprincip entsprechend, energische Verkürzung.

In der Thierreihe sind die quergestreiften Muskelfasern ebenfalls so weit verbreitet, als energische Bewegungen vorkommen.[1] Ausser den Skelett- und Hautmuskeln aller Wirbelthiere sind bei diesen auch einzelne musculöse Apparate der Eingeweide quergestreift, so die Muskeln der Zunge, des Gaumens, des Schlund- und Kehlkopfs, die Schnürmuskeln der Harnröhre und Scheide, einzelne Aftermuskeln, die äusseren Augenmuskeln, die Muskeln der Gehörknöchelchen. Bei den Vögeln ist auch die Iris[2], bei einzelnen Fischen das von E. H.

1 Vgl. für das Folgende Ed. Weber, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 29. Braunschweig 1846.

2 Auch die Chorioidea der Vögel enthält nach v. Wittich, Ztschr. f. wissensch. Zool. IV. S. 456. 1852, quergestreifte Muskelfasern.

WEBER entdeckte lebhaft contractile Gaumenorgan quergestreift. An der Speiseröhre hat ED. WEBER (a. a. O.) nachgewiesen, dass energische Contraction genau auf den Verbreitungsbezirk quergestreifter Fasern beschränkt ist. Von den Wirbellosen haben die mit lebhafter Bewegung begabten Articulaten quergestreifte Muskeln, während die Mollusken, Würmer, Echinodermen, Coelenteraten u. s. w., entsprechend ihrer trägen Bewegung, nur glatte Muskelzellen besitzen [1]; ausnahmsweise kommen hier nach manchen Beobachtern vereinzelte quergestreifte Musculaturen vor; die hervorragendsten, unbestrittenen Vorkommnisse dieser Art sind die Schirmmuskeln mancher Medusen [2], und der Herzmuskel der Salpen und anderer Tunicaten; analoge Behauptungen für die Muskeln vieler Würmer und Mollusken werden namentlich von G. SCHWALBE [3] bestritten und theils durch Faltenbildung des Sarcolemms, theils durch Verwechslung mit Schrägstreifung erklärt.

Sehr verbreitet bei den Echinodermen, Würmern und Mollusken ist nach den Untersuchungen von SCHWALBE (a. a. O.) die von Anderen schon gelegentlich bemerkte doppelte Schrägstreifung, d. h. eine Kreuzung zweier symmetrisch schräger Liniensysteme; eine solche kommt besonders bei Ringelwürmern, Muscheln und Schnecken vor. Auch diese Structur scheint energische Contraction zu begünstigen; wenigstens sah SCHWALBE bei solchen Muscheln, welche nur glatte Fasern besitzen, z. B. Mytilus edulis, die Schalenschliessung viel träger erfolgen als bei der Auster, deren Schliessmuskel schrägstreifig ist.

Bemerkenswerth ist noch, dass die Embryonalmuskeln ihre Querstreifung erst in einem gewissen Stadium ihrer Entwicklung erhalten, obwohl ihre Contractilität schon vorher besteht, anscheinend mit jener Trägheit, welche die nichtgestreifte Musculatur characterisirt. Alles deutet also darauf hin, dass die quergestreifte Muskelfaser eine höher organisirte Entwicklungsform des contractilen Gewebes darstellt, welche mit der Fähigkeit rascherer Zusammenziehung begabt ist.

In diesem Abschnitt haben wir es nur mit der Physiologie der quergestreiften Muskeln zu thun.

---

1 Zusammenstellungen siehe bei J. MÜLLER, Handb. d. Physiol. II. S. 36. Coblenz 1837; TODD & BOWMAN, The physiological anatomy etc. I. p. 162. London 1856; MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiologie etc. X. p. 449. Paris 1874.

2 Vgl. MAX SCHULTZE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1856. S. 314; KÖLLIKER, Würzb. Verh. VIII. S. 111. 1858; BRÜCKE, Sitzungsber. d. Acad. zu Wien 1. Abth. XLVIII. S. 156. 1863; und zahlreiche spätere Arbeiten über die Anatomie der Medusen.

3 G. SCHWALBE, Arch. f. microscop. Anat. V. S. 205. 1868; hier findet sich auch die Literatur der betr. Angaben.

## ERSTES CAPITEL.

# Mechanische Eigenschaften des Muskels.

Bei einem Gebilde, dessen Leistungen durchaus mechanischer Natur sind, kommen die eigenen mechanischen Eigenschaften in erster Linie in Betracht. Die Muskeln sind weiche, biegsame und elastische Gebilde, welche formverändernden Kräften im Allgemeinen wenig Widerstand leisten. Die Druckelasticität und Compressibilität der Muskeln ist nicht untersucht; da Wasser ihr Hauptbestandtheil ist, so ist man geneigt, die Compressibilität als sehr gering anzusehen.

Ungleich wichtiger als das Verhalten des Muskels gegen Druck ist dasjenige gegen Zug. Denn durch Zug hat der Muskel zu wirken, jeder Zug aber, den er auf äussere Gebilde ausübt, nimmt in gleichem Grade ihn selbst in Anspruch. Die Dehnbarkeit und Zugelasticität des Muskels in der Richtung der Faserung ist daher der Hauptgegenstand aller Untersuchungen über die mechanischen Eigenschaften des ruhenden Muskels.

Die Untersuchungen über die Elasticität der Muskeln sind fast durchgängig an ausgeschnittenen belasteten Muskeln, und zwar von Fröschen, angestellt. Zur Beobachtung der Muskellänge während und nach der Belastung wird das obere Muskelende fixirt und die senkrechte Verlagerung eines mit dem unteren unbeweglich verbundenen Punctes optisch oder graphisch festgestellt.

Die einfachste, optische Bestimmungsmethode, welche auch für die Bestimmung der Elasticität von Metalldrähten meistens verwendet wird, besteht in Fixation des oberen Endes des dehnbaren Körpers und Bestimmung des Abstands einer am oberen und einer am unteren Ende fest angebrachten Marke mittels des Cathetometers. Bei der Kürze der Muskeln ist es aber vorzuziehen, mit dem unteren Muskelende einen fein getheilten verticalen Maassstab zu verbinden, auf diesen ein fest aufgestelltes Fernrohr oder Microscop zu richten und die Theilstriche zu notiren, die sich mit dem horizontalen Faden decken. Um Pendelschwankungen zu verhüten, kann man nach du Bois-Reymond's Erfindung das Gehänge unten mit einem Kreuz von Glimmerblättern endigen lassen, das in Oel eintaucht.[1] Die von Ed. Weber[2] angewandte Methode, durch

1 Vgl. Heidenhain, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1856. S. 222; Physiologische Studien S. 36. Berlin 1856; Wundt, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 37. Braunschweig 1858.

2 Ed. Weber, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 68. 1846.

das untere Muskelende einen horizontalen, leicht gespannten Coconfaden zu ziehen, der vor einer Theilung spielt, ist weniger empfehlenswerth. W. WEBER (a. unten a. O.) wandte eine sehr genaue, aber nur für lange leichte Fäden brauchbare Methode an, indem er den gespannten Faden mit einem hängenden Spiegelchen verband, dessen Stellungsänderung mit Fernrohr und Scala abgelesen wurde. — Ein von HARLESS [1] beschriebener und abgebildeter Apparat hat zum Princip, dass eine Marke am Spannfaden zwischen einer durchsichtigen Glastheilung und einem spiegelnden Glasstreifen, zur Vermeidung der Parallaxe, beobachtet wird (der Zweck würde ebensogut erreicht, wenn die Theilung auf der Vorderfläche des belegten Spiegelstreifens selbst eingeätzt wäre). — Die graphische Methode lässt das untere Muskelende am Schreibhebel irgend eines Myographions (s. das nächste Capitel) angreifen, und den der Belastung, resp. Zeit entsprechenden Stand auf einem Cylinder oder einer Platte markiren.

Alle genauen Untersuchungen über die Elasticität der Muskeln und überhaupt organischer Gebilde werden beträchtlich erschwert durch die sog. elastische Nachwirkung [2], welche allerdings, aber in ungemein viel geringerem Grade, auch den unorganischen Körpern zukommt. Sie besteht darin, dass ein angehängtes Gewicht den Körper nicht sogleich auf die volle ihm entsprechende Länge dehnt, sondern diese zunächst nur annähernd erreicht wird, während eine langsame weitere Verlängerung nachfolgt; vermuthlich wird eine definitive Länge überhaupt nur asymptotisch angenommen. Entsprechend findet auch nach Entfernung der Last die Wiederverkürzung zuerst nur annähernd, und dann langsam weiter statt. [3] Wartet man nun diese Processe wenigstens so weit ab bis die noch folgende Veränderung nicht mehr merklich ist, so geht doch immer kostbare Zeit verloren, da der Muskel in beständigen Veränderungen begriffen ist, der nächste Versuch also streng genommen schon auf einen andern Körper sich bezieht.

Ein hoher Grad von Vollkommenheit der Elasticität, min-

---

1 HARLESS, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. IV. S. 518. 1853.

2 Dieselbe wurde zuerst von W. WEBER an Seidenfäden genauer beobachtet. Göttinger gel. Anz. 1835. Stück 8; Ann. d. Physik XXXIV. S. 247. 1835.

3 In einer späteren Arbeit gibt W. WEBER (Ann. d. Physik LIV. S. 1. 1841) eine Gleichung für den zeitlichen Verlauf der Nachdehnung; er macht nämlich die Annahme, dass die Geschwindigkeit der Nachdehnung einer (gebrochenen) Potenz der schon erreichten Länge proportional ist, d. h. $\frac{dx}{dt} = bx^m$, worin $b$ und $m$ von der Substanz abhängen; durch Integration ergibt sich dann $x = [(1-m)b]^{\frac{1}{1-m}} \cdot (t+C)^{\frac{1}{1-m}}$, worin $C$ eine Integrationsconstante; und die Länge $l$ zur Zeit $t$ wäre, wenn die Länge zur Zeit $0 = a$ war,

$$l = a \pm [(1-m)]b^{\frac{1}{1-m}} \cdot (t+C)^{\frac{1}{1-m}},$$

worin das positive Vorzeichen für Dehnung, das negative für Entlastung zu nehmen ist. WEBER findet diese Formel mit den Versuchsresultaten gut übereinstimmend.

destens bis zu derjenigen Dehnung, welche die eigene Zugkraft des Muskels bei stärkster Anstrengung bewirken kann, ergibt sich schon aus der Erhaltung des thierischen Mechanismus. Kämen Ueberschreitungen der Elasticitätsgrenze während des Lebens häufig vor, so müsste jede Anstrengung dauernde Verlängerung, also verminderte Leistungsfähigkeit, der Muskeln nach sich ziehen. Bisher ist aber durch Nichts nachgewiesen, dass an dem, was man Ermüdung der Muskeln nennt, eine Verlängerung irgend welchen Antheil habe. Jedenfalls müsste solchen Ueberdehnungen eine sehr schnelle Reparation des ursprünglichen Zustandes folgen.

Die experimentellen Angaben über die Vollkommenheit der Elasticität sind indessen sehr verschieden. Ed. Weber (a. a. O. S. 109) nennt die Muskelelasticität, ohne specielle Versuche dafür anzuführen, sehr vollkommen, während Wundt (a. a. O. S. 39) findet, dass schon geringe Belastungen eine bleibende Verlängerung zur Folge haben.

Die Grösse der Elasticität lässt sich für den Muskel nicht, wie für einen Metalldraht, durch eine einzige Zahl, einen Elasticitätscoëfficienten oder Modulus ausdrücken, weil, wie Wertheim[1] im Verlaufe seiner classischen Untersuchungen fand, das Dehnungsgesetz der thierischen Gewebe von demjenigen unorganischer Körper wesentlich verschieden ist. Wertheim gibt an, dass die feuchten thierischen Gewebe sich nicht einfach proportional den Belastungen, sondern nach dem Gesetze $y^2 = ax^2 + bx$ verlängern, worin $y$ die Dehnung, $x$ die Belastung, $a$ und $b$ Constanten bedeuten; diese Gleichung ist die einer Hyperbel, ihre Asymptote erst würde dem Dehnungsgesetz unorganischer Körper entsprechen. Beim Eintrocknen wird der Coëfficient $b$ immer kleiner; sobald er 0 wird, sind $y$ und $x$ einander einfach proportional wie bei Metallen; die Knochen folgen schon im frischen Zustande diesem Verhalten. Während fast alle späteren Untersucher die annähernd hyperbolische Form der Dehnungscurve des Muskels bestätigen[2], behauptet Wundt[3], dass dieselbe nur bei so grossen Belastungsvariationen gültig ist, dass die Versuche mit denjenigen an unorganischen Körpern nicht mehr ver-

1 Von den Abhandlungen Wertheim's handeln die drei ersten (Ann. d. chim. et phys. (3) XII. p. 385, 581, 610. 1841) von unorganischen Körpern, eine spätere (ebendaselbst XXI. p. 385. 1847) von den thierischen Geweben, über welche vorher nur Cohäsionsbestimmungen existirt hatten.

2 Vgl. u. A. Ed. Weber, Wagner's Handwörterb. III. 2. S. 110. 1846; Heidenhain, Physiologische Studien S. 46. Berlin 1856; Volkmann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 293, sowie einige weiter unten angeführte Autoren.

3 Wundt, Verhandl. d. naturh.-med. Ver. zu Heidelberg I. S. 2. 1856; II. S. 33 1860 (dasselbe auch Arch. f. Anat. u. Physiol. 1857. S. 298; Ztschr. f. rat. Med. (3. VIII. S. 267); Die Lehre von der Muskelbewegung S. 32.

gleichbar sind, indem die Form zu sehr verändert wird; ferner wirft Wundt den anderen Autoren vor, die elastische Nachwirkung nicht genügend berücksichtigt zu haben; da die Curve der zeitlichen Verlängerung durch eine Belastung ganz verschieden ausfällt, je nachdem der Körper bereits belastet ist (vgl. oben die Formel W. Weber's, deren Constanten in jedem Einzelfall andere Werthe haben), so kann der Dehnungszuwachs, den der gleiche Belastungszuwachs hervorbringt, obgleich er nach Wundt stets gleich ist, ganz verschieden ausfallen, wenn man gar nicht, oder jedesmal eine constante Zeit (Volkmann) wartet, und so der Anschein eines hyperbolischen Dehnungsgesetzes entstehen. Eine andere Fehlerquelle, auf welche Wundt hinweist, sind die beständigen Aenderungen der Elasticität des ausgeschnittenen Muskels, welche er dadurch zu umgehen suchte, dass er an der Gruppe Gracilis und Semimembranosus des Frosches im Zusammenhange mit dem Rumpf, bei erhaltener Circulation, experimentirte.

Jedenfalls ist es von Wichtigkeit, zu beachten, dass während des Lebens die Muskeln zwar starke, aber meist nur sehr kurzdauernde Dehnungen auszuhalten haben, und dass dieselben im Allgemeinen mit dem contrahirten und nicht mit dem Ruhezustande zusammenfallen; fast alle Muskeln sind so angebracht, dass erhebliche Dehnungen über die natürliche Ruhelänge gar nicht vorkommen können, so lange das Skelett unversehrt ist. Alle Versuche mit starken Belastungen ruhender Muskeln sind daher im Grunde unnatürlich, und die bei ihnen zur Beobachtung kommenden bleibenden Dehnungen kommen im Leben, wie schon im Eingang angeführt, gar nicht vor. Die elastische Nachwirkung scheint mit der bleibenden Dehnung innig zusammenzuhängen; erstere besteht höchst wahrscheinlich in einer wirklichen Aenderung des Gefüges, welche nur langsam und unvollkommen wieder zurückgeht, und so kann es sein, dass gerade diejenigen Versuche, in welchen die Nachdehnung nicht abgewartet, sondern die Last immer nur für einen Moment angehängt wird, für die physiologische Betrachtung massgebender sind, als solche mit voller Entwicklung der Nachdehnung. Versuche der ersteren Art ergeben aber immer, wovon man sich leicht überzeugen kann, die Wertheim'sche annähernd hyperbolische Dehnungscurve. Auch ist daran zu erinnern, dass hinreichend kleine Stücke jeder Curve gradlinig erscheinen.

Marey[1] hat die Dehnungscurve continuirlich dargestellt, indem

---

1 Marey, Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 295. Paris 1868.

er einen Muskel, dessen Verlängerung sich auf einem langsam rotirenden Cylinder aufschrieb, mit einem Gefässe belastete, in welches Quecksilber in gleichmässigem Strahle einströmte; durch gleichmässiges Ausfliessen des Quecksilbers wurde dann auch umgekehrt die Entlastungscurve gewonnen. Die Curve Fig. 1 ist auf diese Weise von MAREY hergestellt.

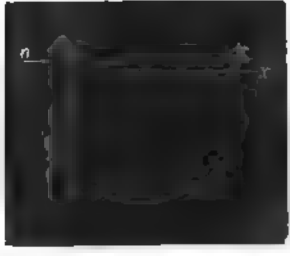


Fig. 1. Curve continuirlicher Dehnung und Entlastung nach MAREY. $ox$ ist die die ursprüngliche Länge angebende Abscissenaxe. Der Abstand der Horizontalen bei $x$ und $x'$ ist der Betrag der nach der Entlastung bleibenden dauernden Verlängerung.

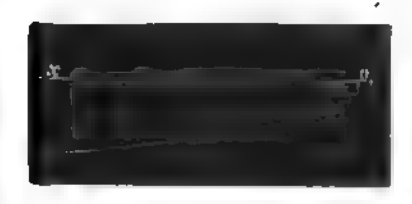


Fig. 2. Längenzunahme eines Gastrocnemius bei Belastungszuwachsen von je 5,5 Grm. $ox$ die der ursprünglichen Länge entsprechende Abscissenaxe. Vgl. auch Fig. 23.

Aehnlich ist das Princip von HOLMGREN & BLIX[1], welche gleichzeitig mit der Schreibplatte das Gewicht auf seinem Hebelarm vorschieben. Um den Gang der Verlängerung bei einer einzelnen Belastung zu untersuchen, hatte schon v. WITTICH (cit. S. 10) das graphische Verfahren angewandt. — Fig. 2 ist eine Copie einer bei mir mit dem PFLÜGER'schen Myographion (s. das 2. Capitel) erhaltenen Dehnungsfigur. $ox$ ist die vom unbelasteten Muskel gezeichnete Abscisse; die verticalen Linien sind die bei stillstehender Schreibplatte erhaltenen Dehnungen; der jedesmalige Belastungszuwachs beträgt 5,5 Grm. Zwischen je zwei Dehnungen wurde die Schreibplatte um ein stets gleich langes Stück horizontal verschoben.

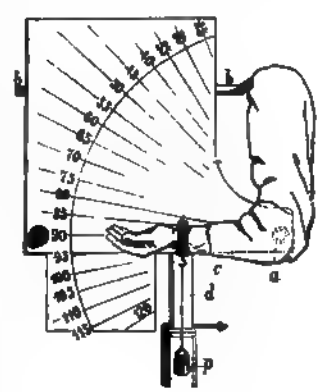


Fig. 3. Apparat von DONDERS & VAN MANSVELT.

Interessante Versuche über Muskeldehnbarkeit haben DONDERS & VAN MANSVELT[2] am lebenden Menschen angestellt. Vor dem in Fig. 3 dargestellten verticalen, mit Gradtheilung versehenen Brett wurde der Vorderarm so gehalten, dass der Condylus internus in den gepolsterten Ausschnitt $a$, der sich im Centrum der Theilung befindet, hineinragte; die Schulter stützte sich gegen die Krücke $b$ (die Person sitzt hinter dem Brett). Am Vorderarm hängt das Gewicht $p$ mittels des Armbands

1 BLIX, Upsala läkare-förenings förh. IX. p. 555. 1874. Auch BLIX bestätigt die hyperbolische Dehnungscurve.

2 VAN MANSVELT, Over de elasticiteit der spieren. Dissert. Utrecht 1863.

*c* und des Drahtes *d*. Der Vorderarm wird in irgend einer Stellung etwa 10 Secunden gehalten, der Draht *d* dann plötzlich durchschnitten, worauf der Arm längs des Gradbogens in die Höhe schnellt. Gesetzt, es sei durch Rechnung und durch Versuche an Leichen bekannt: 1) Die Länge der Beugemuskeln oder einer sie repräsentirenden mittleren Faser [1] für jede Stellung des Vorderarms am Bogen, 2) für jede Armstellung das Moment des Vorderarms $m_v$ und das des Gewichts $p$, $m_p$, beide bezogen auf jene mittlere Faser, so ergibt sich offenbar aus Anfangs- und Endstellung des Vorderarms jedesmal die Länge eines in gewissem Grade contrahirten Muskels, einmal bei der Belastung $m_v$ (Endstellung) und einmal bei der Belastung $m_v + m_p$ (Anfangsstellung). Die Versuche wurden so angestellt, dass bei verschiedenen Werthen von $p$ die Anfangsstellung gesucht wurde, von welcher aus der Arm zu einer gegebenen Höhe emporschnellte. Es ergab sich nun aus den Versuchsdaten, dass die Längenzuwachse den Lastzuwachsen durchweg ziemlich proportional waren; das Resultat ist um so bemerkenswerther, als es besagt, dass die Elasticität des Muskels vom Contractionszustande gänzlich unabhängig ist. Indess sind die mannigfachen Ungenauigkeiten des Versuches nicht zu unterschätzen, so das Emporschnellen über die Gleichgewichtslänge des entlasteten Muskels hinaus, das Auftreten unwillkürlicher Contractionen im Augenblick der Entlastung, die unvermeidlichen Ungenauigkeiten der Reductionsrechnung u. s. w. Für die Versuche lässt sich anführen, dass sie bisher die einzigen an absolut normalen Muskeln sind, und dass die grosse Einfachheit des Resultats für seine Richtigkeit spricht, insofern gehäufte Fehler mit Wahrscheinlichkeit sehr verwickelte Resultate nach sich ziehen würden.

v. WITTICH [2] fand am Froschmuskel bis zu 5—8 Grm. die Dehnungen den Lasten proportional, über diese geringe Belastung hinaus jedoch das WERTHEIM'sche Gesetz. Ein von PREYER [3] aufgestelltes „myophysisches" Dehnungsgesetz beruht auf irrthümlichen, übrigens rein theoretischen Grundlagen.

Numerische Ausdrücke für die Elasticitätsgrösse sind schon deshalb für Muskeln von geringem Werth, weil kein Muskel in seiner ganzen Länge constanten Querschnitt hat. Für einen Körper mit geradliniger Dehnungscurve ist bei der Länge $l$, dem Querschnitt $q$, und der Belastung $p$ die Verlängerung

$$\lambda = \varepsilon \cdot \frac{lp}{q} \text{ oder } \frac{p}{q} = \frac{1}{\varepsilon} \cdot \frac{\lambda}{l},$$

worin $\varepsilon$ eine von der Substanz abhängige Constante. Setzt man $p/q$, d. h. die Belastung für die Einheit des Querschnitts, $= \pi$, ferner $\lambda/l$, d. h. die Verlängerung der Längeneinheit, $= \delta$, endlich $1/\varepsilon = E$, so ist

$$\pi = \frac{E}{\delta} \text{ oder } E = \frac{\pi}{\delta}.$$

---

1 DONDERS fand bei diesem Anlass, dass die Muskelfasern ein solches Verhältniss ihrer Länge zur Lage ihrer Insertionspuncte haben, dass sie bei der Streckung des Arms alle um gleiche Bruchtheile ihrer Länge gedehnt werden.

2 v. WITTICH, Amtl. Ber. üb. d. Naturf.-Vers. zu Hannover 1865. S. 238. (Nach Meissner's Jahresber. pro 1866. S. 400.)

3 Die Publicationen hierüber sind im 3. Capitel, sub III, angegeben.

Die Grösse $E$ heisst der „Elasticitätsmodulus", und kann auch bezeichnet werden als diejenige Last pro Einheit des Querschnitts, welche erforderlich ist um $\delta = 1$, d. h. $\lambda = l$ zu machen, oder den Körper auf die doppelte Länge zu dehnen (oder auch als diejenige elastische Kraft, welche durch Dehnung auf die doppelte Länge wachgerufen wird). Als „Elasticitätscoëfficienten" bezeichnen Manche die Grösse $E$, Andere die Grösse $\varepsilon = 1/E$. — Wundt, welcher, wie bemerkt, auch für den Muskel eine geradlinige Dehnungscurve annimmt, fand für den lebenden Froschmuskel den Modulus gleich 94,3 Grm., d. h. etwa $\frac{1}{10000}$ von dem des Stahls. (Aus der Arbeit van Mansvelt's berechnet sich die Verlängerung einer einzelnen menschlichen Muskelfaser durch 1 Mgrm. zu etwa 1 pCt.). Für Körper von complicirterem Dehnungsgesetz ist diese ganze Terminologie unanwendbar.

Durch eine unzweckmässige Erweiterung des Begriffes „Elasticität" ist in der Muskelphysiologie eine gewisse Verwirrung entstanden. Wir werden im Folgenden als elastische Kräfte nur diejenigen bezeichnen, welche ein Körper von bestimmter natürlicher Gestalt äusseren formverändernden Kräften entgegensetzt, oder in Folge einer durch letztere bewirkten Gestaltänderung als potentielle Energie entwickelt. Wir schreiben also mit Ed. Weber dem Muskel in jedem Zustande eine bestimmte natürliche Form und eine bestimmte Elasticität zu, mit welcher erstere äusseren Kräften gegenüber behauptet wird. Die Verkürzung durch Reizung bei constanter Last betrachten wir also nicht, wie manche Autoren, zunächst als Folge einer Elasticitätszunahme, sondern sogleich als Folge einer Aenderung der natürlichen Form. Das eben verworfene Verfahren, mag es auch vom allgemeinsten Standpuncte aus nicht ganz unberechtigt sein, wirkt um so verwirrender, wenn, wie es bei der activen Contraction der Fall ist, das für einen Augenblick angenommene Schema der Elasticitätszunahme sich sofort verwandelt in Aenderung der natürlichen Form mit Abnahme der Elasticität.

Wir werden daher z. B. die Längenänderungen, welche der Muskel durch Temperaturänderungen erleidet, nicht ohne Weiteres als Elasticitätsänderungen betrachten (zumal da sie nicht gleichförmig sind mit denen anderer Körper unter gleichen Bedingungen) und sie demgemäss erst in einem späteren Abschnitt abhandeln. Ueber Veränderungen der Elasticität des Muskels in besonderen Zuständen desselben s. das 2. und 6. Capitel.

Die Bedeutung der Elasticität des Muskels für dessen Function liegt auf der Hand. Sie allein macht es möglich, dass der Muskel, obgleich die Distanz seiner Insertionspuncte beständigen Aenderungen unterliegt, dennoch stets gespannt ist, so dass für die

Contraction keine Zeit verloren geht[1]; sie verhindert Zerreissungen bei plötzlicher passiver Ausspannung; vor Allem aber bewirkt sie, dass der Zug des Muskels, trotz der Plötzlichkeit, mit der sich seine verkürzenden Kräfte entwickeln, nicht reissend, sondern verhältnissmässig sanft erfolgt, indem die verkürzenden Kräfte zunächst elastische Kräfte im Muskel selber wachrufen, deren Ausgabe sich dann auf eine längere Zeit vertheilt; Muskeln, Knochen und Gelenke werden hierdurch geschont, etwa wie die Federn eines Wagens und der Windkessel eines Wassermotors die Stösse mildern, und ein elastisches Zwischenstück im Gespann (FEHRMANN's „Pferdeschoner") sowohl für Pferd als für Wagen nützlich ist.[2]

Eine erschöpfende Untersuchung der Elasticität des Muskels würde ausser der Längsrichtung auch die quere und die schrägen Richtungen, und ausser der Zugelasticität auch die Druckelasticität zu untersuchen haben. Indessen sind solche Untersuchungen, wegen zu geringen Interesses für die Physiologie, bisher nicht ausgeführt worden. Nach Analogie anderer gefaserter Gewebe ist zu erwarten, dass die Dehnbarkeit in der Faserrichtung am geringsten ist, und mit dem Winkel gegen dieselbe anfangs zu-, und dann wieder abnimmt.

Auch die Untersuchung der Festigkeit oder Cohäsion des Muskelgewebes ist von verhältnissmässig geringem physiologischen Interesse, kann aber für die Chirurgie in Frage kommen. Alle vorhandenen Untersuchungen beschränken sich auf die Bestimmung der Zugfestigkeit in der Faserrichtung, und sind fast nur an Leichenmuskeln angestellt, in welchen möglicherweise die Fäulniss schon das Gefüge gelockert hatte. Die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht, welche ich nach den Versuchen von VALENTIN[3] und WERTHEIM[4] zusammengestellt habe, mit Hinzufügung einiger Elasticitätsmessungen von VAN MANSVELT und WUNDT (s. oben).

---

1 Die beständige Anspannung der Muskeln in der Ruhe ist die Ursache der Retraction durchschnittener Muskeln und Sehnen. ED. WEBER (a. a. O. S. 105) erkannte zuerst, dass jene Anspannung einfach darin ihren Grund hat, dass die natürliche Muskellänge im Allgemeinen etwas kleiner ist als der Abstand der Insertionspuncte.

2 Die letztere Vergleichung, sowie Versuche in diesem Sinne s. bei MAREY, Trav. du labor. d. Marey 1875. p. 1.

3 VALENTIN, Lehrb. d. Physiol. 2. Aufl. I. S. 791. Braunschweig 1847.

4 WERTHEIM, a. a. O. XXI. S. 385.

| | Substanz | Geschlecht | Alter, Jahre | Spec. Gew. | Dehnungsformel | Elast.-Coëff. in Kilo | Cohäsion[1] in Kilo | Beobachter |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Mensch | Musc. sartorius . . . | W. | 41 | — | – | — | 0,1296 | VALENTIN |
| | Sehne d. Plantaris . | W. | 41 | — | — | – | 2,264 | " |
| | Musc. sartorius . . . | M. | 1 | 1,071 | $y^2 = 607700x^2 + 13832x$ | 1,271 | 0,070 | WERTHEIM |
| | " " . . . | W. | 21 | 1,049 | $y^2 = 1351875x^2 + 8219x$ | 0,857 | 0,040 | " |
| | " " . . . | M. | 30 | 1,058 | $y^2 = 7960000x^2 + 38860x$ | 0,352 | 0,026 | " |
| | " " . . . | M. | 74 | 1,045 | $y^2 = 14549333x^2 + 23863x$ | 0,261 | 0,017 | " |
| | lebend, Armbeuger . | M. | | | — | 0,069 | — | v. MANSVELT[2] |
| Hund | Musc. sternomastoid. unmittelb n. d. Tode | — | — | 1,060 | – | 1,425 | 0,124 | WERTHEIM |
| | 5 Tage später . . . | — | — | 1,059 | | 1,234 | 0,096 | " |
| | Sehne, unmittelb. n. d. Tode . . . . . . . | — | — | 1,136 | — | | 5,061 | " |
| | 5 Tage später . . . . | — | — | 1,132 | — | 166,969 | 6,001 | " |
| | Froschmuskel, lebend . | - | — | — | — | 0,094 | – | WUNDT |
| | " todt . . . | | | | | 0,157 | — | " |

## ZWEITES CAPITEL.

# Die Zusammenziehung des Muskels.

Die wesentlichste Eigenschaft der Muskeln besteht darin, dass sie jeden Augenblick sich durch innere Kräfte in der Richtung ihrer Faserung mit einer gewissen Energie verkürzen können. Die Einflüsse, welche diese Formveränderung hervorrufen, und welche im nächsten Abschnitt erörtert werden, nennt man Reize.

### I. Die Formveränderung im Allgemeinen.

Die Verkürzung des Muskels in der Richtung der Fasern ist stets mit einer entsprechenden Vergrösserung des Querschnitts verbunden, so dass das Volum annähernd dasselbe bleibt.

Genau ist jedoch letzteres nicht der Fall. Die Untersuchungen über diesen Gegenstand sind schon sehr alt; BORELLI, GLISSON, SWAMMERDAM u. A. beschäftigten sich mit demselben, ihre Versuche

1 d. h. das zur Zerreissung nöthige Gewicht in Kilo, pro □ mm. Querschnitt.

2 Diese Zahl habe ich aus den Angaben VAN MANSVELT's berechnet, dass die Armbeuger, bei zusammen 1596 □ mm. Querschnitt, sich pro Kilo Last um 0,009 (0,00836—0,00941) ihrer Länge dehnen; sie weicht von WERTHEIM's Werthen beträchtlich ab.

sind aber unzureichend.[1] Erman beobachtete zuerst nach einer zweckmässigen Methode, dass das Volum sich bei der Contraction ein wenig verkleinert[2]; er schloss ein etwa 12 cm. langes Stück Aalschwanz in einen mit Wasser vollständig gefüllten Cylinder ein, dessen Kork von einer engen Capillarröhre und zwei Leitungsdrähten durchbohrt war; das Wasser stand bis in das Capillarrohr. Bei jeder Reizung sank es ein wenig. Um den (von J. Müller[3] geäusserten) Verdacht zu beseitigen, dass die Verdichtung nicht von den Muskeln, sondern von Compression der in den Gefässen eingeschlossenen Luft herrührt, wiederholten Marchand[4] und Ed. Weber[5] den Versuch so, dass sie das Thier unter ausgekochtem Wasser schlachteten und das Gefäss vor vollständiger Auffüllung ins Vacuum brachten. Auch so zeigte sich eine Verdichtung, die aber Marchand noch immer von geringen Luftmengen ableiten zu müssen glaubte, weil jede neue Evacuirung die Verdichtung verminderte. Weber erklärt letzteres aus dem allmählichen Absterben, und hält Gegenwart von Luft bei dem angewandten Verfahren für ganz unmöglich. Schiff[6] dagegen macht auf die Möglichkeit aufmerksam, dass der contrahirte Muskel Blut in die Knochenhöhlen eintreibe, welche letzteren er demnach auch im unter Wasser getödteten Thiere als gashaltig ansieht. Dieser Meinung schliesst sich Harless[7] an; er brachte Wasser und Steinöl in zwei communicirende Röhren, so dass die Grenze im untersten sehr engen Verbindungsstück des Systems war; in das Wasser waren Muskeln getaucht, bei deren Tetanisirung die Grenze sich nur dann im Sinne einer Volumabnahme verschob, wenn die Muskeln noch mit den Knochen in Verbindung waren (die Methode scheint übrigens weniger exact als die Erman-Weber'sche; die Volumänderung wirkt nicht einmal in voller Grösse verschiebend).[8] Kühne[9] befestigte

---

1 Haller (Elementa physiologiae IV. p. 477. Lausanne 1762) gibt eine Uebersicht dieser Bemühungen; sie bestanden meist darin, dass menschliche Glieder in einem mit Wasser gefüllten Gefäss contrahirt wurden; Swammerdam schloss ein lufthaltiges Froschherz in Wasser ein. Dass die so beobachteten beträchtlichen Volumabnahmen im ersten Falle auf Verdrängung von Blut, im zweiten auf Compression der Luft zu beziehen sind, liegt auf der Hand.

2 Erman, Gilbert's Ann. d. Physik XL. S. 13. 1812.

3 Joh. Müller, Handb. d. Physiol. II. S. 40. Coblenz 1837.

4 Marchand, bei Weber, a. a. O.

5 Ed. Weber, a. a. O. S. 53; er wandte Milch statt Wasser an, als indifferentere Flüssigkeit.

6 Schiff, Lehrb. d. Muskel- und Nervenphysiologie S. 30. Lahr 1858—59.

7 Harless, Sitzungsber. d. bayr. Akad. 1860. S. 131.

8 In einer späteren Arbeit glaubt Harless (Sitzungsber. d. bayr. Akad. 1861. I. S. 67) nach einer ebenso umständlichen und ebenso wenig beweisenden Methode doch eine Volumverminderung gefunden zu haben; eine Kritik dieses letzteren Versuches siehe bei du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 605. (Ges. Abh. II. S. 472.)

9 Kühne, Myologische Untersuchungen S. 224. Leipzig 1860.

Muskeln an einem sehr feinen, in verdünnter Salz- oder Zuckerlösung schwimmenden Aräometer, und sah dasselbe beim Tetanus nicht sinken. Ein positives Resultat erhielt dagegen VALENTIN [1]; er tetanisirte Murmelthiermuskeln, welche an einer hydrostatischen Wage hingen und in verdünnte Eiweisslösung untertauchten, und beobachtete, dass ihre Dichte im Tetanus bis um $^1/_{1370}$ zunahm. Wenn indess die Volumabnahme einzelner Muskeln beim ERMAN'schen Verfahren den Verdacht eingeschlossener Luftblasen zulässt, so gilt dieser auch für den VALENTIN'schen Versuch. — Sollten die Versuche über die Volumabnahme, was sehr wünschenswerth wäre, wiederholt werden, so würde sich empfehlen, zugleich mit geeigneter Einrichtung des Apparats nachzusehen, welcher Grad von Compression dazu gehört, um eine gleiche Volumverminderung zu erzielen, wie sie die Contraction macht; wäre hierzu ein hoher Druck erforderlich, so wäre der Verdacht der Luftblasen ausgeschlossen; genügt niederer Druck, so bleibt er zunächst bestehen. Einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit würde die physiologische Volumabnahme durch die analoge Erscheinung bei der Erstarrung erhalten (s. das 6. Capitel), wenn nicht letztere ähnliche Einwände zuliesse.

Die Gestaltveränderung des Muskels ergiebt sich aus derjenigen seiner einzelnen Fasern. Sind dieselben parallel und zu einem cylindrischen Körper vereinigt, so verkürzt sich der Cylinder um so viel wie eine einzelne Faser, und verdickt sich um so viel wie die Summe der Verdickungen aller Fasern beträgt. Verwickeltere Fälle treten ein, wenn die Fasern des Muskels nicht parallel sind; die Ableitung der resultirenden Gestaltänderung des Muskels aus der seiner einzelnen Fasern kann hier ziemliche Schwierigkeiten darbieten. Die Principien, nach denen solche Fälle behandelt werden, sind Gegenstand der speciellen Bewegungslehre.

## II. Microscopische Erscheinungsweise der Zusammenziehung.

Um Muskelfasern im erregbaren Zustande unter das Mircoscop zu bringen, wählt man solche Muskeln, die so gut wie keine Präparation erfordern, am besten dünne Muskeln vom Frosch oder von Insecten. Zur Erregung dient der von ED. WEBER [2] erfundene Objectträger mit aufgeklebten Stanniolplatten, welche als Electroden dienen und zwischen sich nur soviel Raum lassen, dass das kleine Object die Lücke überbrücken kann. Alle später an dieser Vorrichtung angebrachten Modificationen

1 VALENTIN, Molesch. Unters. X. S. 265. 1866.
2 WEBER, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 62. 1846.

sind unwesentlich. Neuerdings hat man nach Flögel's Vorgang (Citat s. unten) mit grossem Vortheil die Methode angewandt, Muskeln, während Contractionswellen über sie abliefen, plötzlich zu tödten, und so in einzelnen Fasern die Welle gleichsam zu fixiren; man hat dann alle Stadien der Contraction in der Faser neben einander. Freilich ändert der abtödtende Vorgang an sich manches, so dass die so gewonnenen Resultate stets durch Beobachtung an lebenden Fasern zu controliren sind.

Sehr lange Zeit war die völlig irrthümliche Meinung verbreitet, dass die Muskelfasern bei der Reizung sich dadurch verkürzen, dass sie sich im Zickzack krümmen. Verheyen, Winslow, Hales, Prochasca [1] vertraten diese Angabe, und ganz besonders trug eine Untersuchung von Prévost & Dumas [2] zur Befestigung derselben bei. Sie fanden die Abnahme der Faserlänge den Knickungen entsprechend, und gründeten auf die vermeintliche Zickzackbiegung eine Theorie des Contractionsvorganges (s. das 9. Capitel), deren Unhaltbarkeit freilich leicht zu erkennen war; jene Lehre blieb, trotzdem ihr Foderà schon 1803 widersprochen, und Rudolphi, Owen, Allen Thompson abweichende Beobachtungen gemacht hatten, unter Zustimmung von Rudolph Wagner, Gerber, Bruns, Henle und Valentin [3] bestehen, bis ihr Bowman [4] und Ed. Weber (a. a. O.) ein entschiedenes Ende bereiteten, indem sie den Grund des Irrthums vollständig aufklärten. Bei Reizung der Fasern auf dem Objectträger verkürzen sich die Fasern und verschieben sich in Folge dessen auf ihrer Unterlage. Beim Aufhören der Reizung nehmen die Fasern ihre alte Länge an; da aber eine streckende Kraft vollständig fehlt, so müssen sie nothwendig eine zickzackförmige Krümmung annehmen. Die früheren Beobachter hatten also den Erschlaffungszustand n a c h der Contraction mit der Contraction selber verwechselt; was zum Theil sehr erklärlich ist, da z. B. die Erregung bei Prévost & Dumas durch einen constanten Strom erfolgte, und nicht beachtet wurde, dass derselbe nur eine Schliessungszuckung bewirkt, also der anhaltend beobachtete Muskel längst wieder erschlafft war. Weber, der zum ersten Male sich tetanisirender Inductionsströme bediente, wurde es leicht, den wahren Sachverhalt zu erkennen. Wo während der Contraction zickzackförmige Krümmung vorkommt, was ohne Zweifel von Prévost & Dumas ebenfalls beobachtet ist, betrifft sie stets solche Fasern, die an der Erregung nicht Theil nehmen, und

---

1 Die Stellen sind von Weber, a. a. O. S. 55. citirt.

2 Prévost & Dumas, Magendie's Journ. d. physiol. expér. et pathol. III. p. 301, 339. 1823.

3 Alle bezüglichen Literaturangaben s. bei Weber, a. a. O. S. 60, 61.

4 Bowman, Phil. Transact. 1840. II. p. 457.

nur passiv verkürzt werden.[1] Zickzackförmig gekrümmte Fasern strecken sich bei der Contraction.

Neben der Verkürzung, welche man unter dem Microscop an der Verschiebung, oder wenn Krümmungen vorhanden waren, an deren Verschwinden erkennt, bemerkt man eine Verdickung (Verbreiterung) der Fasern. Dieselbe wird besonders deutlich, wenn die Contraction wellenförmig über die Faser abläuft, ein Vorgang, von welchem weiterhin die Rede sein wird. Ferner bemerkt man eine gegenseitige Annäherung der Querstreifen, welche, wie es scheint, Bowman (a. a. O.) zuerst beobachtet hat. Er zog daraus den Schluss, dass die Contraction auf einer Verkürzung der kleinsten Theile des Muskels beruht. Weber bemerkt mit Recht, es sei selbstverständlich, dass an einem sich verkürzenden oder verlängernden Körper auch der Abstand der einzelnen Theile sich ändert, wie bei einem mit Querstreifen bemalten Kautschukstrang, den man dehnt und nachlässt; und in der That nimmt der Abstand der Querstreifen umgekehrt durch Dehnung zu, und bleibt unverändert, wenn der Muskel durch Befestigung an der Contraction gehindert ist; dass aber, wie Bowman meinte, die Verkürzung auf dem Dünnerwerden einzelner constituirender Elemente, wie Bowman's discs, beruhe, während die Zwischensubstanz unverändert bliebe, kann natürlich aus blosser Annäherung der Querstreifen nicht geschlossen werden.

Eine eigenthümliche Art, das Engerwerden der Querstreifung zu beobachten, hat neuerdings Ranvier[2] angegeben. Er beobachtete nämlich die Interferenzspectra, welche die Querstreifung nach Art eines Nobert-schen Gitters hervorbringt; diese Spectra werden durch Dehnung des Muskels schmaler, durch Contraction breiter, ein Beweis, dass im ersten Falle das Gitter weiter, im zweiten enger wird. Ranvier hat das Muskelspectrum sogar zur Construction eines „Myospectroscops" behufs Untersuchung der Absorptionsspectra von Blut u. s. w. zu verwerthen gesucht, was wohl nur die Bedeutung einer Curiosität hat.

Um den letzterwähnten Punct im Wesentlichen drehen sich nun im Grunde alle späteren microscopischen Untersuchungen über die Contraction. Es fragt sich, ob die Verkürzung an kleinsten optisch differenzirten Elementen des Muskels zu sehen ist, und in welcher Weise. Diese Fragen hängen natürlich auf das innigste mit dem anatomischen Problem zusammen, welches diese Elemente sind, ein Gegenstand, auf welchen in diesem Werke nur soweit eingegangen

---

1 Vgl. auch Brücke, s. unten a. O. S. 15. 1858.

2 Ranvier, Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1874. p. 774; Technisches Lehrbuch der Histologie, übersetzt von Nicati & v. Wyss, S. 484. Leipzig 1877.

werden kann, als zur Erörterung des Contractionsvorganges unumgänglich nöthig ist.

Die Hauptschwierigkeit dieses Gebietes ist, zu entscheiden, was von den im Muskelinhalt sichtbaren Linien auf wirklichen Substanzdifferenzirungen und was auf rein optischen Erscheinungen (Reflexe, Beugungserscheinungen u. dgl.) beruht, und zweitens, wie viel von den wirklichen Substanzdifferenzirungen dem lebenden Muskel zukommt, und wie viel etwa auf Wirkungen der angewandten chemischen Hülfsmittel oder des blossen Absterbens, welches nachweislich mit Gerinnungen verbunden ist (vgl. das 6. Capitel), zu beziehen sei. In letzterer Beziehung ist anscheinend die Beobachtung lebender, erregbarer Muskelfasern von entscheidender Bedeutung, aber es darf doch nicht übersehen werden, dass mit Ausnahme des Falles, wo lebende Thiere von genügender Kleinheit und Durchsichtigkeit zur Beobachtung kommen, die für das Microscop präparirte Muskelfaser meist im Absterben schon weit vorgeschritten ist, wenn sie auch ihre Erregbarkeit noch nicht völlig verloren hat.[1] Die vorliegenden Beobachtungen an lebenden Thieren aber sind wohl nur für Eine Frage bis jetzt zu verwenden. Sie stellen nämlich das sicher, dass die Querstreifung einem präexistirenden Structurverhältniss und nicht etwa, wie zuweilen vermuthet worden ist, einer erst beim Absterben oder der Erregung eintretenden Differenzirung ihr Dasein verdankt. Wenigstens werden wir dies im Folgenden als ausgemacht ansehen.

Durch BOWMAN's und BRÜCKE's Untersuchungen ist festgestellt, dass fast bei allen Behandlungsweisen des Muskels der Faserinhalt nach Längs- und Querrichtung gegliedert erscheint, durch eine regelmässige Anordnung doppeltbrechender Elemente in einer einfachbrechenden Grundsubstanz. Während aber nach fast allen Untersuchern die queren Abtheilungen präexistiren und schon am lebenden Muskel in der Querstreifung ihren Ausdruck finden, erklären Manche die Längszerklüftung als eine Folge postmortaler Veränderungen oder Einwirkung von Reagentien. Sehr regelmässig zeigt ferner die doppeltbrechende Schicht noch einen mittleren Streifen, und viele Beobachter behaupten auch in der isotropen Schicht noch eine oder mehrere quere Begrenzungen (zuerst von BRÜCKE abgebildet). Die Deutungen und Benennungen dieser Befunde sind in den bezüglichen Arbeiten so verschieden und theilweise einander so direct widersprechend, dass ich es, besonders unter dem unmittelbaren Eindruck

[1] Schon der ausgeschnittene, gar nicht weiter verletzte Muskel zeigt abnorme Erscheinungen; namentlich ist nachgewiesen, dass er die Erregungswelle bei weitem unvollkommener fortpflanzt als in der Norm; vgl. hierüber das [illegible]. Capitel.

nochmaligen Studiums dieser Arbeiten, vermessen finden würde, in einem rein physiologischen Werk diesen selbst von den Anatomen gefürchteten Gegenstand ausführlich darstellen zu wollen.[1] Im Folgenden sind daher nur diejenigen Angaben berücksichtigt, welche zur microscopischen Erscheinungsweise der Contraction in unmittelbarer Beziehung stehen.

Die doppeltbrechende Eigenschaft der Muskeln wurde 1839 von Boeck[2] entdeckt, aber erst von Brücke[3] 1857 genauer untersucht. Zwischen gekreuzten Nicols betrachtet zeigen sich an den im günstigsten Azimuth (45° gegen beide Polarisationsebenen) liegenden Fasern nur die Bowman'schen Sarcous elements hell, die Zwischensubstanz dunkel, erstere sind also anisotrop, letztere isotrop. Besonders schön erscheint die Doppelbrechung, wenn das Gesichtsfeld durch eine Glimmer- oder Gypsplatte von geeigneter Dicke in der Teinte de passage gefärbt ist, die anisotropen Theile erscheinen dann je nach Lage der Faser intensiv gelb oder blau. Die Axe liegt in der Richtung der Fasern. An Querschnitten zeigt sich, wenn die Sarcous elements genau senkrecht zur Ebene des Objecttischs liegen, kein Einfluss des Azimuths auf die Farbe, die anisotropen Gebilde sind also einaxig. Dass sie positiv sind, fand Brücke mittels verschiebbarer Quarzkeile; jede Muskelfaser wirkt wie die Verdickung eines Quarzkeils, dessen Axe sie parallel liegt, ist also positiv wie der Quarz.

Die wesentlichsten Angaben der neueren Untersucher, besonders W. Krause[4], Hensen[5], Flögel[6], Merkel[7], Engelmann[8], sind folgende: Der Muskelinhalt besteht nicht einfach aus abwechselnden isotropen und anisotropen Schichten, sondern ist durch Quermem-

1 Selbst in dem grossen Handbuch der Lehre von den Geweben, herausgegeben von Stricker, Leipzig 1871—72, fand sich für diesen Gegenstand kein Bearbeiter. Die Verwirrung hat aber seit jener Zeit nicht abgenommen.

2 Boeck, Verh. d. skandin. Naturforschervers. in Götheborg 1839. S. 107, und in Kopenhagen 1840. S. 303. (Bericht von Hannover, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1844. S. 1.)

3 Brücke, Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern mit Hülfe des polarisirten Lichtes. Wien 1858 (aus dem XV. Bande der Denkschriften d. Wiener Acad.); vgl. auch Stricker's Handb. d. Lehre von den Geweben. I. S. 170.

4 W. Krause, Göttinger Nachrichten 1868. Nr. 17; Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXIII. S. 265. 1868; XXXIV. S. 110. 1869; Die motorischen Endplatten der quergestreiften Muskelfasern. Hannover 1869; Ztschr. f. Biologie V. S. 411. 1869; VI. S. 453. 1870; VII. S. 104. 1871; Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 508. 1873; vgl. auch Kaufmann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 273.

5 Hensen, Arbeiten aus dem Kieler physiologischen Institut 1868. S. 1, 172. Kiel 1869.

6 Flögel, Arch. f. microscop. Anat. VIII. S. 69. 1871.

7 Merkel, Arch. f. microscop. Anat. VIII. S. 244. 1872; im Wesentlichen bestätigt von Sachs, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1872. S. 607.

8 Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 33, 155. 1873.

branen in Querfächer getheilt, deren Mitte die Hauptmasse der anisotropen Substanz einnimmt. Diese anisotrope Hauptmasse zeigt aber in der Mitte noch eine hellere Querschicht („Mittelscheibe") und wird durch diese in zwei „Querscheiben" zerlegt. Etwas anisotrope Substanz (nach ENGELMANN nur schwach doppeltbrechend) findet sich auch an jedem Ende des Muskelfachs, der Quermembran anliegend, als „Nebenscheibe" oder „Endscheibe". Die zwei Fächer trennende Membran heisst auch „Zwischenscheibe" (ENGELMANN) oder „Kittsubstanz zwischen den zwei angrenzenden Endscheiben" (MERKEL) und die Quermembran sammt den anliegenden Theilen der anisotropen Substanz auch „Grundmembran". Endlich nehmen KRAUSE, MERKEL u. A. noch ein System longitudinaler Scheidewände an, welches jedes Muskelfach demnach in eine grosse Anzahl „Muskelkästchen" theilt; der Inhalt eines solchen würde natürlich alle Theile des Querfachs repräsentiren, und seine anisotrope Masse einem Sarcous element entsprechen. ENGELMANN erklärt jede longitudinale Gliederung, also auch die Sarcous elements selbst, für Wirkung des Absterbens.

Die Figur 4 stellt die neueren Angaben der Histologen schematisch dar. Das weiss Gelassene ist isotrope, das Schraffirte anisotrope Substanz. Die isotrope Substanz der früheren Autoren erstreckt sich von *a* bis *b*.

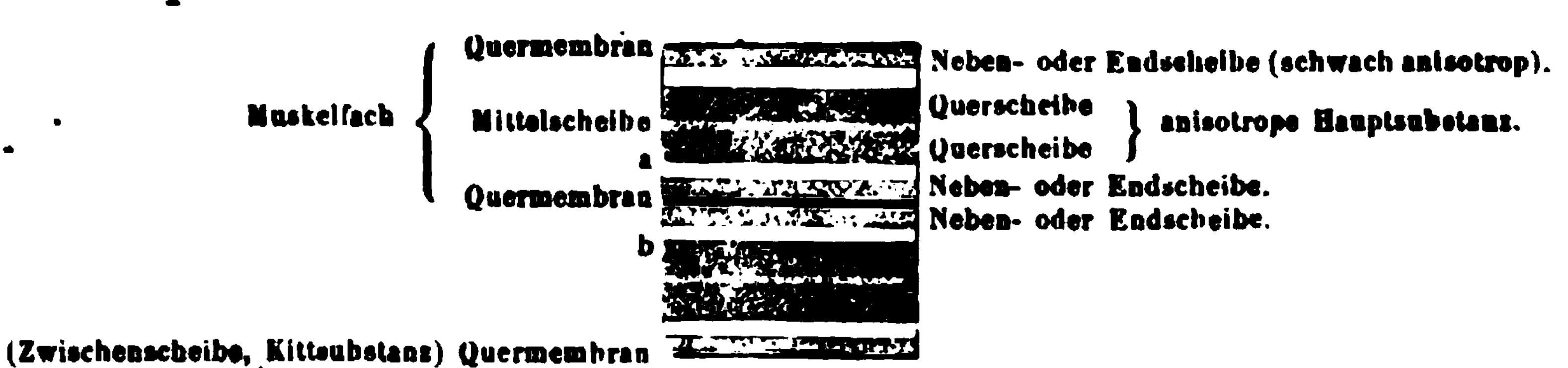



Fig. 4. Schema des Muskelbaues nach neueren Histologen (das weiss Gelassene isotrop).

Für die Physiologie der Contraction ist vor Allem der Aggregatzustand des lebendigen Muskelinhalts zu entscheiden. Die Untersuchung abgestorbener Fasern ist in dieser Hinsicht um so weniger massgebend, als eine Veränderung des Aggregatzustandes bei der Todtenstarre direct nachgewiesen ist. Da diese Gerinnung (vgl. das 6. Capitel) im ausgepressten Safte auftritt, so ist hierdurch mit aller Sicherheit bewiesen, dass der Muskel einen flüssigen Bestandtheil von physiologischer Bedeutung enthält, und es fragt sich nur, ob derselbe dem Inhalt der Sarcolemmschläuche oder den Safträumen des interstitiellen Gewebes angehört. Ersteres ist schon deshalb ungemein viel wahrscheinlicher, weil das interstitielle Gewebe so ziemlich in allen Organen gleiche Beschaffenheit hat, und doch nur aus dem Muskel ein gerinnbarer Presssaft erhalten werden kann.

Wie besonders KÜHNE [1], der erste Darsteller dieses Presssaftes, hervorgehoben hat, macht ferner die microscopische Beobachtung lebender Fasern, ihr Verhalten gegenüber einem vorübergehenden Drucke u. dgl., unmittelbar den Eindruck einer flüssigen Beschaffenheit des Faserinhalts.

Völlig entscheidend aber ist die wenn auch nur einmalige Beobachtung des gleichen Autors [2], nämlich das Herumschwimmen einer lebenden Nematode (von EBERTH als Myoryctes Weismanni bezeichnet) im Innern einer lebenden Muskelfaser. Da die Querstreifung vor dem Thiere auswich und hinter ihm wieder zusammenschlug, so kann von einem Zweifel, ob dasselbe wirklich im Faserinhalte sich bewegte, nicht die Rede sein, und die Flüssigkeit ist so sicher bewiesen, wie man überhaupt einer Beobachtung Glauben schenken kann. Beim Erstarren nahm der Widerstand gegen die Bewegung zu und wurde endlich unüberwindlich. Die gleiche Beobachtung machte ziemlich gleichzeitig auch EBERTH [3], ohne sie indess zu einem Urtheil über die Beschaffenheit des Faserinhalts zu verwerthen; augenscheinlich war die Bewegung in seinem Falle weniger lebhaft, vielleicht der Muskel der Starre näher, so dass EBERTH von einer Bewegung zwischen den Fibrillen hindurch spricht.

Man muss nach diesen Thatsachen annehmen, dass die anisotropen Elemente in einer flüssigen Zwischensubstanz regelmässig angeordnet sind, so unverständlich auch die Erhaltung dieser Anordnung sein mag; den anisotropen Elementen selbst aber muss man, eben wegen dieser optischen Eigenschaft, festen Aggregatzustand zuschreiben; in ihnen sind daher auch weitere Differenzirungen, z. B. eine sog. Mittelscheibe, wohl als präexistirend denkbar. Dagegen ist die Nichtpräexistenz aller membranösen Scheidewände, welche den Muskel in Fächer u. dgl. theilen sollen, mit dem Nachweis einer continuirlichen Flüssigkeit im Muskelinhalt entschieden [4]; wenn also in der isotropen Grundsubstanz noch weitere Differenzirungen präexistiren, so müssen sie ebenfalls suspendirten Körpern angehören. In dem hier vorliegenden Streite der Meinungen ist nur Eine Entscheidung möglich; Gebilde, welche mit noch so grosser Sicherheit als vorhanden nachgewiesen sind, sind deshalb noch keineswegs als

---

1 KÜHNE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 806.

2 KÜHNE, Arch. f. pathol. Anat. XXVI. S. 222. 1863; KÜHNE konnte das Phänomen einigen Andern zeigen.

3 EBERTH, Ztschr. f. wissensch. Zool. XII. S. 530. 1863.

4 Mit Recht macht BRÜCKE (Vorlesungen über Physiologie. 2. Aufl. I. S. 471. Wien 1875) darauf aufmerksam, welchen Widerstand ein Muskel, der von einem solchen Scheidewandsystem durchzogen ist, formverändernden Kräften leisten müsste.

präexistirend erwiesen; die Bestreitung der Präexistenz ist kein Widerspruch gegen ein thatsächliches Zeugniss; wohl aber wäre es ein solcher, wenn man das Dasein einer continuirlichen Flüssigkeit bestreiten wollte, weil nur Einer die glückliche Gelegenheit hatte, sie direct zu sehen.

Welches ist nun, bei dieser Vertheilung der Aggregatzustände, das eigentlich contractile Element? Eine Flüssigkeit kann nie durch innere Kräfte ihre Gestalt ändern, sie müsste denn zugleich fest werden. Die directe Beobachtung spricht auch in der That dafür, dass die Sarcous elements selbst bei der Contraction ihre Form ändern, dass sie sich verkürzen und verdicken. BOWMAN und BRÜCKE schlossen dies aus dem Engerwerden der Querstreifung; directere Beobachtungen aus neuerer Zeit, zum Theil complicirtere Gestaltveränderungen betreffend, welche die Activität der Veränderung sichern [1], liegen von sämmtlichen oben genannten neueren Untersuchern der Muskelstructur vor, freilich in den Details ungemein von einander abweichend. Bei den doppeltbrechenden Eigenschaften der Sarcous elements ist active Formveränderung derselben von grosser theoretischer Bedeutung, wie im 9. Capitel erörtert werden wird.

Die neueren detaillirten Angaben über das Verhalten der queren Muskelschichten bei der Contraction wurden namentlich durch die Arbeiten von FLÖGEL und MERKEL eröffnet (a. a. O.). MERKEL unterscheidet bei der Contraction zwei Stadien: a) Stadium der Auflösung (gleichzeitig auch von FLÖGEL und schon vorher von MONTGOMERY [2] gesehen): die der Mittelscheibe anliegenden beiden Schichten contractiler Substanz (Endscheiben) lösen sich gleichsam auf, so dass die Mittelscheibe nackt zurückbleibt und der Faserinhalt nahezu homogen, ohne Querstreifung erscheint; b) Stadium der Umkehrung: auf der Höhe der Contraction scheidet sich die von der Mitte abgelöste Substanz an den beiden Endscheiben ab, so dass der Querstreif von der Mitte des Muskelfachs in zwei Hälften an dessen beide Enden verlagert ist.

Eine noch eingehendere Beschreibung der Veränderungen bei der Contraction hat ENGELMANN [3] geliefert. Von den beiden wesent-

1 Da nämlich die Querstreifung durch Dehnung des Muskels weiter, die Sarcous elements länger werden, so ist die blosse Veränderung in Länge und Dicke noch kein Beweis für active Formveränderung, worauf schon WEBER aufmerksam gemacht hat (s. oben).

2 MONTGOMERY, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1870. S. 161.

3 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 33, 155. 1873; XI. S. 432. 1875; XVIII. S. 1. 1878; vgl. auch O. NASSE, ebendaselbst XVII. S. 382. 1878.

lichen Querschichten des Muskels ist nach ihm ganz deutlich die anisotrope die sich activ contrahirende; besonders sicher wird dies dadurch, dass sie bei starker Contraction das Sarcolemm an ihrem Rand convex vorwölbt (so dass dasselbe gekerbt erscheint), indem sie sich stärker als die isotrope verdickt. Ferner behauptet Engelmann, dass die Verkürzung der anisotropen Schicht schwächer ist als die der isotropen, also das Volum ersterer auf Kosten der zweiten zunimmt, die Summe beider Volumina bleibt natürlich annähernd constant; er schliesst hieraus, dass eine Quellung der anisotropen Schicht (mit Ausnahme der Mittelscheibe) auf Kosten der isotropen das Wesen der Contraction ausmacht; hierfür spreche auch, dass erstere bei der Contraction heller und weicher, letztere dunkler werde. Dass letztere an der activen Contraction sich gar nicht betheiligt, ist freilich durch Engelmann's Beobachtungen nicht erwiesen, sondern nur dass die anisotrope die hauptsächliche active Veränderung eingeht. Die isotrope Substanz bezeichnet Engelmann als lediglich gleich dem Nerven erregbar und erregungsleitend. Wichtig ist die Aufklärung, welche dieser Autor neuerdings über die beiden Merkel'schen Stadien giebt; das Auflösungsstadium entsteht nicht durch Verschwinden der Querscheiben, sondern nur durch Hellerwerden derselben, während die Nebenscheiben dunkler werden, so dass zu einer gewissen Zeit beide Schichten gleich hell erscheinen. Indem diese Veränderung in gleichem Sinne weitergeht, entsteht auf der Höhe der Contraction das Stadium der Umkehrung. Zwischen gekreuzten Nicols sieht man, dass die Substanzen keineswegs ihre Stelle vertauschen; sie ändern nur in schon angegebener Weise ihre Grösse und Gestalt; die Querstreifung bleibt also bei Untersuchung im polarisirten Lichte vollkommen bestehen. Zum Auflösungsstadium muss nach Engelmann die Verkürzung nahezu 50 pCt., zum Umkehrstadium über 50 pCt. betragen. Die theoretische Deutung, welche Engelmann diesen Erscheinungen giebt, s. im 9. Capitel.

## III. Die Zuckung.

### *1. Der normale zeitliche Verlauf der Zuckung.*

Die rasch vorübergehende Contraction, welche ein einziger momentaner Reizstoss im Muskel auslöst, bezeichnet man als Zuckung. Ihren zeitlichen Ablauf hat Helmholtz[1] in einer classischen Arbeit festgestellt, welche neben den Arbeiten Ed. Weber's über die Con-

1 Helmholtz, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 276; 1852. S. 199.

traction und du Bois-Reymond's über den Muskel- und Nervenstrom als die Begründerin einer exacten Physiologie der Elementarorgane zu betrachten ist.

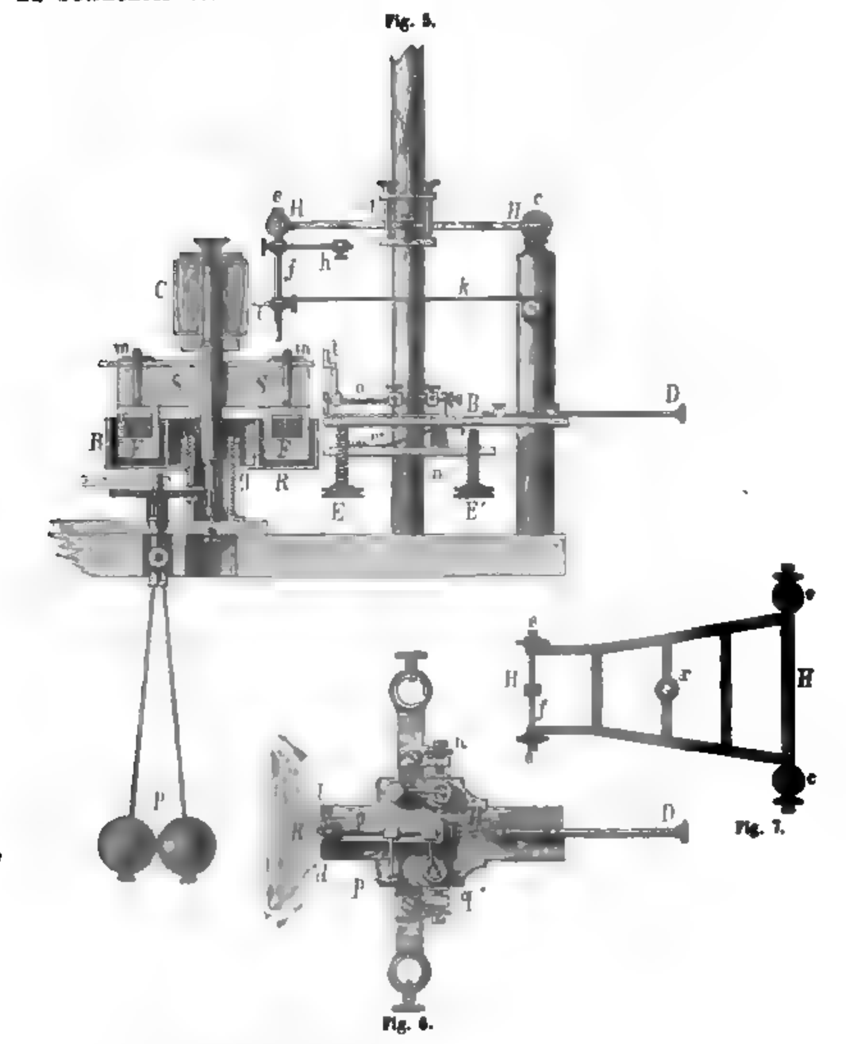



Fig. 5. Längsschnitt durch den Hauptheil des Helmholtz'schen Myographions.
Fig. 6. Das Reizbrett von oben gesehen.
Fig. 7. Der Schreibhebel von oben gesehen.

Die Aufgabe wurde auf zwei Wegen gelöst: graphisch und durch galvanische Zeitmessung.

Zur graphischen Darstellung der Zuckung construirte Helmholtz sein **Myographion**, einen schnell um eine verticale Axe rotiren-

den Cylinder, auf dessen Mantel ein am unteren Muskelende hängender Schreibstift schrieb.

Fig. 5 stellt einen Durchschnitt durch den Hauptheil des Helmholtz'schen Myographions dar. Der Schreibcylinder *C* hat einen Mantel von Glas und wird zum Versuche berusst; er ist auf der schweren Schwungscheibe *SS* befestigt, welche durch ein Gewichtsuhrwerk schnell gedreht wird. Die beiden an der Scheibe befestigten, mittels der Muttern *m* verstellbaren Flügel *F* bewegen sich in einer mit Oel gefüllten Rinne *RR*, welche durch das Gewinde bei *g* höher und niedriger gestellt werden kann; je höher *RR* und je radialer die Flügel *F* stehen, um so geringere Geschwindigkeit kann das Uhrwerk annehmen. Während der kurzen Zeit eines Cylinderumgangs kann die Geschwindigkeit, auch wenn sie noch im Zunehmen ist, als constant angesehen werden. Das Centrifugalpendel *P* zeigt in dem Augenblick, wo die Kugeln anfangen sich zu trennen, die Erreichung einer bestimmten, leicht zu berechnenden Geschwindigkeit an; man richtet den Apparat so ein, dass diese die zum Versuch geeignete ist. — Der Muskel greift mittels der Zwischenstücke *a* und *b* an den Schreibhebel *HH* an, welchen Fig. 7, von oben gesehen, darstellt; er dreht sich sehr leicht in den Axenlagern *cc*, und trägt an seinem andern Ende mittels der Lager *ee* das Schreibgehänge *f* mit der Spitze *i*, welche beim Versuch durch den Arm *h* gegen den Cylinder gedrückt wird; der Faden *k* zieht die Spitze vom Cylinder ab. — Damit nun der Moment der Reizung mit einer genau bekannten Stellung des Cylinders *C* zusammenfalle, ist die Auslösung des erregenden Inductionsschlags der Schwungscheibe *SS* übertragen; dieselbe stösst mittels des Daumens *d* gegen das aufwärts gebogene Ende *l* des Contacthebels *o*, dreht dadurch denselben bei Seite und öffnet den Platincontact *p* (vgl. Fig. 6) und darauf auch den Quecksilbercontact *q*; beide sind in den primären Kreis des Inductionsapparats eingeschaltet; im Moment des Anstossens von *d* an *l* entsteht also wegen der Oeffnung bei *p* ein Oeffnungsinductionsschlag. Das Hebelende *l* wird aber erst dann in die Rotationsebene des Daumens *d* gebracht, wenn die nöthige Geschwindigkeit erreicht ist; zu diesem Behufe ist der Contacthebel *ol* auf einem beweglichen Brett *B* angebracht (in Fig. 6 von oben dargestellt), welches um die Axe *nn* beweglich ist und durch die Feder *w* gegen die Kuppe der Schraube *E* gedrückt wird; drückt man aber auf den Draht *D*, so stützt sich das Brett *B* auf die Schraube *E'* und das Ende *l* steht über der Rotationsebene von *d*. Man hält nun *D* so lange niedergedrückt, bis die Pendelkugeln zu klaffen anfangen; lässt man jetzt los, so wird beim nächsten Cylinderumgang *l* von *d* erfasst, und die Zuckung erfolgt. Da zugleich der Faden *k* am Draht *D* befestigt ist, so kann die Spitze *i* erst dann schreiben, wenn die Zuckung unmittelbar bevorsteht. Damit endlich auf dem Cylinder der Moment der Reizung markirt werde, richtet man Alles wie zum Versuche her und setzt die Scheibe *SS* langsam mit der Hand in Bewegung; der Muskel schreibt dann, im Moment des Anstosses zwischen *d* und *l*, einen verticalen Strich, oder vielmehr eine sehr zusammengedrängte Zuckungscurve. Dieser Strich bezeichnet für alle auf den Cylinder verzeichnete Curven den Reizmoment.

Theils Helmholtz selbst, theils spätere Experimentatoren haben noch einige nicht sehr wesentliche Modificationen am Myographion angebracht. An einem mit dem Rädersystem verbundenen Zählwerk (Zeiger, der nach einer bestimmten Zahl von Umdrehungen des Cylinders einen Theilstrich weiter springt), kann man die erreichte Geschwindigkeit mit der Uhr controliren. Ferner kann man durch ein Hebelsystem das Brett *B* so mit dem Centrifugalpendel *P* verbinden, dass letzteres automatisch im richtigen Momente die Zuckung auslöst. Eine vollkommnere automatische Auslösung erreichte du Bois-Reymond auf einfache Weise dadurch, dass er den Daumen *d* in der Schwungscheibe *S S* beweglich befestigt, und durch eine Feder zurückhält, so dass ihn erst die Centrifugalkraft weit genug hervortreibt um an *l* anzugreifen; durch Verstellung an der zurückhaltenden Feder hat man es in der Hand, bei welcher Geschwindigkeit dies geschehen soll. [1] Das Centrifugalpendel sowohl als die Beweglichkeit des Brettes *B* werden dadurch entbehrlich; *l* ist von vorn herein in der Rotationsebene des Centrifugaldaumens. Der Faden *k* wird in diesem Falle mit der Hand zurückgehalten, bis das Zählwerk das Herannahen des Auslösungsmomentes anzeigt.

Zur weiteren Verwendung der Myographioncurven übertrug sie Helmholtz auf angehauchtes Gelatinepapier, indem er den Cylinder in eine Gabel einspannte (dieselbe diente auch zum Berussen) und mittels derselben über die Gelatine abrollte. Zur Vervielfältigung kann man die Blätter auf lichtempfindliches Papier legen und durch Exposition photographiren. [2]

Später ist eine grosse Anzahl anderer Myographien construirt worden, von denen nicht jedes einen Fortschritt bezeichnet. Man kann sie in folgende Gruppen bringen:

1) Myographien mit rotirenden Schreibflächen. Valentin[3] ersetzte (ohne ersichtlichen Vortheil) den Cylinder durch eine rotirende Scheibe, so dass die Abscisse der Curve ein Kreis, die Ordinaten Radien desselben sind. Das Gleiche ist neuerdings von Rosenthal [4], aber zu dem Zwecke die Umdrehungszeit bei grosser Geschwindigkeit doch möglichst gross zu haben, und mit der Modification ausgeführt worden, dass die schwere Scheibe, statt durch ein Uhrwerk, durch Abziehen einer Schnur in Rotation versetzt wurde. Volkmann scheint der Erste gewesen zu sein, der grössere, durch Uhrwerke getriebene, verticale oder horizontale mit berusstem Papier überzogene Cylinder, etwa wie sie zu kymographischen Zwecken benutzt werden, nur mit etwas grösserer Geschwindigkeit, zur Myographie verwendete. Dies Verfahren,

1 Diese Vorrichtung ist beschrieben und abgebildet bei v. Bezold. Untersuchungen über die electrische Erregung u. s. w. S. 85. Taf. I. Leipzig 1861.

2 Vgl. Funke, Ber. d. sächs. Acad. 1860. S. 65; Heidenhain, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 543. Am letzteren Orte ist auch das Verfahren, Curven, die auf berusstes Papier gezeichnet sind, durch Uebergiessen desselben mit Collodium (jetzt statt dessen alkoholische Harzlösungen) zu fixiren, zum ersten Male mitgetheilt.

3 Valentin, Die Zuckungsgesetze des lebenden Nerven und Muskels S. 1. Leipzig u. Heidelberg 1863; Versuch einer physiologischen Pathologie der Nerven I. S. 86. Fig. 8. Leipzig u. Heidelberg 1864.

4 Rosenthal, Sitzungsber. d. phys.-med. Societät zu Erlangen 1876. 6. Juni.

das später vielfach angewandt und namentlich von MAREY[1] ausgebildet worden ist, hat den Vortheil, dass bei dem grossen Umfang geringere Winkelgeschwindigkeit ausreicht, besonders wenn es sich nicht um Messungen des Latenzstadiums handelt[2], dass ohne Zeitverlust viele Curven neben- und übereinander gewonnen werden können[3], und der Apparat ausserdem noch anderen mannigfachen Zwecken dienen kann; die Reizmarkirung muss hier auf electromagnetischem Wege geschehen. Die Zeitmarkirung geschieht durch schreibende Stimmgabeln, die Fixation dadurch, dass der Cylinder mit berusstem Glanzpapier überzogen ist, das nach dem Versuch abgenommen und in alkoholische Harzlösung getaucht wird. Zu den rotirenden Myographien gehört noch der Apparat von THIRY[4], welcher auf die Axe einer durch einen Blasbalg getriebenen Sirene zugleich den Myographioncylinder aufsetzt, und dadurch das Uhrwerk erspart.

2) Myographien mit Fallbewegung. Den bei der ATWOOD-schen Fallmaschine benutzten Umstand, dass ein äquilibrirter, durch ein Uebergewicht zum Fallen gebrachter Körper gleichförmige Geschwindigkeit annimmt, sobald das Uebergewicht abgefangen wird, hat zuerst HARLESS[5], und neuerdings JENDRÁSSIK[6] zur Construction höchst complicirter, kostspieliger und schwerfälliger Myographien verwendet, deren Vortheil vor den rotirenden nicht recht ersichtlich ist.

3) Myographion mit Federbewegung. Ein solches hat DU BOIS-REYMOND, hauptsächlich zu Vorlesungsversuchen, construirt.[7] Eine plane Glasplatte, in einem Rahmen mit horizontaler Führung befestigt, nimmt, berusst, die Zeichnung auf. Man drückt den Rahmen gegen das eine Ende der Bahn, wodurch sich eine Feder spannt, etwa wie beim Laden einer Knabenflinte, und lässt ihn in einen Abzug einschnappen; beim Abziehen wird der Rahmen mit zuerst beschleunigter, dann durch Reibung abnehmender Geschwindigkeit durch seine Bahn geschleudert. Die Auslösung der Zuckung geschieht durch einen am Rahmen befindlichen Daumen, der einen Contacthebel umwirft.

4) Myographion mit Pendelbewegung. FICK[8] hat zuerst

---

1 MAREY, Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 222. Paris 1868.

2 Soll das Latenzstadium (0,01 Sec.) 2 mm. lang sein, so muss die Geschwindigkeit der Fläche = 0,2 Meter sein. Bei einem Cylinder von 15 cm. Durchmesser sind hierzu etwa 4 Umdrehungen p. Sec. erforderlich.

3 Um zahlreiche Curven vergleichen zu können, disponirt sie MAREY in regelmässiger Folge nahe bei einander, indem er a) den Muskelträger längs der Axe des Cylinders zwischen je zwei Zuckungen etwas hebt, und b) den Moment der Reizung für jede folgende Zuckung längs der Abscisse etwas verschiebt; zu letzterem Zwecke dient eine mit dem Cylinder verbundene Unterbrechungsscheibe, welche auf jede Umdrehung des Cylinders etwas weniger als eine Umdrehung macht. Die Verschiebung *a* für sich verschiebt die Curven vertical, *b* für sich horizontal, und *a* und *b* combinirt in schräger Anordnung („imbrication oblique"), wodurch besonders übersichtliche Bilder entstehen. Vgl. MAREY, a. a. O. S. 237, 242, 247, 323, wo auch zahlreiche Abbildungen.

4 THIRY, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXI. 1864. Taf. XI. S. 300.

5 HARLESS, Abhandl. d. bayr. Acad. IX. S. 361. 1862.

6 JENDRÁSSIK, Carl's Repert. d. Physik IX. S. 313. Taf. 23—25. 1873; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 513.

7 DU BOIS-REYMOND, Ann. d. Physik. Jubelband S. 596. 1873. (Ges. Abh. I. S. 271.)

8 FICK, Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich 1862. S. 307.

die Schreibfläche des Myographion dadurch in Bewegung gesetzt, dass er sie in Gestalt einer ebenen, berussten Glasplatte an einem langen Pendel, parallel seiner Schwingungsebene, befestigte. Dies hat den grossen Vortheil, eine genau gesetzmässige, wenn auch nicht gleichförmige Bewegung ohne Zeitverlust jeden Moment hervorrufen zu können. Auch hier wird der Reiz dadurch gesetzt, dass ein am eisernen Pendelrahmen angebrachter Daumen einen Contacthebel umwirft. Helmholtz[1] hat dem Apparat eine etwas veränderte Gestalt gegeben, welche in Fig. 8 in Vorder- und Seitenansicht abgebildet ist. Das an der Wand befestigte Brett trägt das schwere eiserne Pendelgestell *P*, dessen Axe *A A* in Frictionsrollen geht. Am unteren Ende des Gestells befindet sich die am Träger *T* befestigte gläserne Schreibplatte *G*. Dieselbe lässt sich, um mehrere Curven übereinander zeichnen zu können, vertical auf- und abbewegen, indem die Schraube *s* den Klotz *K* in dem Schlitten *R* verschiebt. Damit aber diese Verschiebung die Schwingungsdauer nicht ändere, ist an der Rückseite des Pendels noch eine zweite Glasplatte *G'* in ganz gleicher Weise angebracht, deren Träger in Folge der Verzahnung *rr'* nach oben geht, wenn der andere nach unten verstellt wird, so dass der Schwerpunct des Ganzen seine Stelle behält. Die federnden Schnepper *HH*, welche sowohl nach aussen, wie nach innen gelegt werden können,

Fig. 8. Fick's Pendel-Myographion, in verbesserter Construction (mit verschiebbarer Schreibplatte) nach Helmholtz. ($^1/_{12}$ der nat. Gr.)

1 Helmholtz, s. bei Fick, Würzburger Verhandl. Neue Folge. II. S. 147. 1872.

dienen, mittels der Daumen *aa*, zum Loslassen und Einfangen des Pendels. Während der Schwingung wirft das Pendel den gegen die Schraube *c* federnden Contacthebel *b* um, und ertheilt dadurch dem Muskel einen Inductionsschlag.

5) Myographion mit vibratorischer Bewegung. HENSEN hat mit KLÜNDER[1] den Muskel auf eine dünne an einer Stimmgabel befestigte Glasplatte schreiben lassen, senkrecht zur Schwingungsrichtung. Das nähere Verfahren s. i. Orig.

6) Myographion mit Handbewegung. Ein solches hat BRÜCKE[2] construirt und abgebildet; die ebene Schreibplatte wird mit der Hand rasch verschoben, lässt dabei einen gespannten elastischen Zeitschreiber los, und löst den Reizstrom aus.

7) Myographion ohne Bewegung. PFLÜGER[3] hat zuerst das HELMHOLTZ'sche Myographion in der Weise modificirt, dass er statt des rotirenden Cylinders eine ruhende Glasplatte anbrachte, so dass der

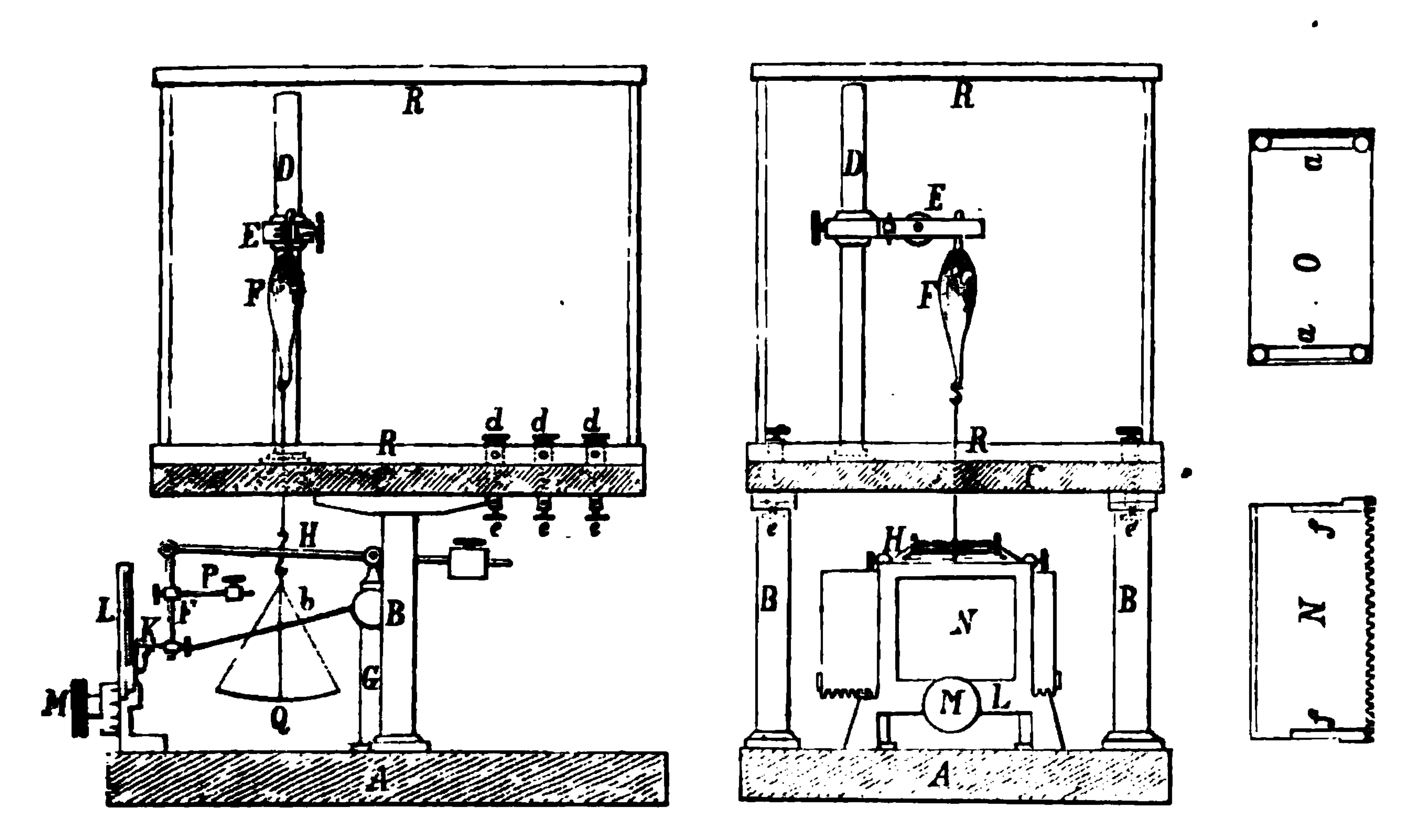



Fig. 9. PFLÜGER'sches Myographion in neuerer Construction von SAUERWALD: Vorder- und Seitenansicht. *N* die Triebplatte, hinter deren Federn *f* entweder eine Glasplatte oder die zum Aufspannen von Papierstreifen bestimmte Messingplatte *O* eingeschoben wird. (1/3 der nat. Gr.)

Muskel statt einer Zuckungscurve nur deren grösste Ordinate, d. h. die Zuckungshöhe, aufzeichnet. Zwischen zwei Zuckungen wird die berusste Platte etwas verschoben. Fig. 9 stellt das PFLÜGER'sche Myographion in neuerer Construction (von SAUERWALD) dar. Der Schreibhebel *H* ist dem in Fig. 5 und 7 abgebildeten HELMHOLTZ'schen ganz gleich eingerichtet.

1 KLÜNDER, Arbeiten aus dem Kieler physiol. Instit. 1868. S. 108.
2 BRÜCKE, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXV. 3. Abth. Sep.-Abdr. 1877.
3 PFLÜGER, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 106. Berlin 1859.

Die Messingplatte *N* ist in dem Rahmen *L*, mittels eines Triebes an der Axe des Knopfes *M*, horizontal verschiebbar, und zwar mittels einer an dem Führungskranze von *M* angebrachten Theilung um genau gleiche Strecken. Hinter die an *N* befindlichen Federchen *f* wird eine berusste Glasplatte geschoben, oder statt dessen zweckmässig die auf meinen Wunsch von Sauerwald angefertigte[1] dünne Messingplatte *O*, auf welche ein Stück Glacépapier unter den Backen *a* hindurch ausgespannt wird. Eine grössere Schreibplatte und Verschiebungsvorrichtung beschreibt Funke.[2] Statt der ebenen Platte benutzt man vielfach einen berussten Kymographion-Cylinder, der mit der Hand zwischen zwei Zuckungen verstellt wird. Sollen viele Zuckungsstriche in regelmässigen Intervallen folgen, so kann man den Cylinder durch sein Uhrwerk sprungweise weiter bewegen lassen, indem man z. B. auf electromagnetischem Wege eine Sperrung des Windflügels regelmässig auslöst.[3]

Anhang. Dicken-Myographien. Bei allen bisher angeführten Apparaten wirkt der Muskel auf einen Schreibhebel durch seine Verkürzung einen Zug aus. Für manche Zwecke ist es wichtig, statt der Verkürzung die Verdickung des Muskels aufzuschreiben, z. B. für die Versuche über die Fortpflanzung der Contraction längs des Muskels (s. unten sub V), für Gewinnung von Zuckungscurven am lebenden Menschen (vgl. Bd. II bei der Nervenleitung). Aeby liess den Muskel einen auf ihm lastenden Schreibhebel durch seine Verdickung heben (s. unten). Marey[4] liess ihn zwei gegen einander federnde Plättchen *A* und *B* (Fig. 10) durch seine Verdickung aus einander drängen (Pince myographique); das eine dieser Plättchen (*B*) wirkt mittels der Spitze *s* gegen die Aluminiumplatte der Luftkammer *L*; die Muskelzuckung macht also in *L* eine Luftdruckschwankung, welche durch den Schlauch *T* auf einen Marey'schen Tambour enrégistreur übertragen wird, und so die Curve aufschreibt. Die Schraube *D* dient um den in der hohlen Säule *S* verschiebbaren Arm *C* festzustellen; die Feder *F*, deren Stellung durch den Excenter *E* regulirt werden kann, dient zur genauen Einstellung des Theils *B s*.

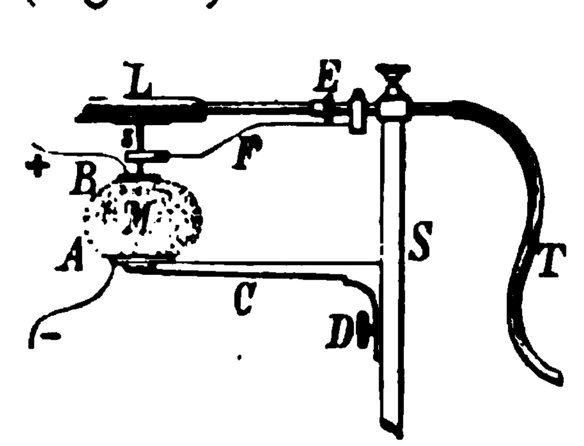


Fig. 10.
Marey's Pince myographique.

Antagonistische Apparate. Zur Vergleichung der Wirkungen zweier Muskeln kann man dieselben, wie ich[5] und O. Nasse[6] gethan haben, antagonistisch mittels Fäden an einer Rolle angreifen lassen, die einen vor einer Theilung spielenden Zeiger trägt; Nasse nannte das Instrument „Comparator". Rollett[7] hat einen auf gleichem Princip beruhenden Schreibhebel construirt, den er „Antagonistographen" nennt.

1 Vgl. Willy, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 279. 1872.
2 Funke, ebendas. VIII. S. 219. 1874.
3 Vgl. Kronecker, Ber. d. sächs. Acad. 1871. S. 706.
4 Marey, a. a. O. S. 259.
5 Hermann, De tono ac motu musculorum nonnulla. Dissert. Berlin 1859.
6 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 97. 1869.
7 Rollett, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXII. S. 354. 1875.

Das wichtigste Resultat der Helmholtz'schen Untersuchung war, dass der Muskel seine Zuckung erst fast 1/100 Secunde nach der Reizung beginnt. Diese Zeit, das Stadium der latenten Reizung, wird vergrössert, wenn der Reiz nicht den Muskel selbst, sondern seinen Nerven trifft, und aus diesen Vergrösserungen wurde die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung ermittelt (s. den zweiten Band).

Die Verkürzung entwickelt sich mit zuerst zunehmender, dann abnehmender Geschwindigkeit, erreicht etwa 4 bis 5 Hundertstel Secunde nach der Reizung ihr Maximum und lässt dann in ähnlichem Verlaufe, wieder nach; von ihrem Ende wird unten ausführlicher die Rede sein.

Aehnliche Resultate wie das graphische Verfahren ergaben galvanische Zeitmessungsversuche, welche sich aber nur auf das Stadium der Verkürzung oder der steigenden Energie erstrecken konnten. In diesen Versuchen wurde dem Muskel seine Verkürzung nicht einfach freigegeben, sondern derselbe durch Gewichte („Ueberlastungen") auf seiner Ruhelänge so lange festgehalten, bis seine Energie hoch genug gestiegen war, um dieselben zu heben; indem nun die Zeiten gemessen wurden, welche der Muskel vom Momente der Reizung an brauchte, um die gegebenen Ueberlastungen zu heben, d. h. die ihnen entsprechende Energie zu erreichen, wurde die zeitliche Entwicklung der Energie festgestellt.

Die von Helmholtz angewandte Pouillet'sche Zeitmessung [1] beruht darauf, dass die Ablenkungen eines Magneten durch kurzdauernde Ströme den Schliessungsdauern proportional sind, so dass sich letztere aus den Ablenkungen berechnen lassen. Die Methode hat also nur dafür zu sorgen, dass der „zeitmessende" Strom, welcher auf eine Boussole wirkt, genau im Momente der Reizung geschlossen, und im Momente der beginnenden Verkürzung, durch den Muskel selbst, geöffnet wird. Ersteres besorgt eine Wippe, welche Fig. 11 bei *V* in einer neueren Form darstellt. [2] Die Feder hält den Ruhecontact *r* geschlossen; Niederdrücken des Schlüssels *s* schliesst bei *z* den zeitmessenden Strom, und öffnet bei *r* den primären Kreis eines Inductionsapparats *PS*, dessen secundärer Kreis mit dem Muskel verbunden ist; der Muskel erhält also im Moment der Schliessung des zeitmessenden Stromes einen Oeffnungsinductionsschlag. Für die Oeffnung des zeitmessenden Stroms durch den Muskel liess Helmholtz letzteren eine vergoldete Spitze von einer festen vergoldeten Platte abheben, welche letztere zugleich dazu diente, die Ueberlastungen zu stützen, ohne den Muskel zu dehnen. Damit ferner der zeitmessende

---

1 Pouillet, Compt. rend. XIX. p. 1384. 1844; Ann. d. Physik LXIV. S. 452. 1845.

2 Diese Wippe ist von sehr allgemeiner Anwendbarkeit bei Reizversuchen, weil der Ruhecontact eine sehr uniforme Oeffnung gestattet.

Strom sich nicht nach der Zuckung wieder schliessen könne, wurde auf eine höchst sinnreiche Weise der zeitmessende Kreis noch an einer andern Stelle dauernd unterbrochen, und zwar durch Zerreissen eines Quecksilberfadens. Da das Helmholtz'sche Gehänge manche Unbequemlichkeiten bot, ist statt seiner jetzt ein von du Bois-Reymond[1] construirter Hebelapparat in Gebrauch, der sog. Froschunterbrecher *W*. Die beiden Contacte sind an dem bei *a a'* drehbaren Hebel *a h q* angebracht; der feste Contact besteht aus der Schraube *p*, deren Platinspitze auf einer in dem Messingtisch isolirt verschraubbaren Platinplatte aufruht; die Schraube *q* endigt unten in eine verquickte Kupferspitze, die in das isolirte stählerne Quecksilbernäpfchen *Hg* von Helmholtz eintaucht. Durch die Schraube *s* (Fig. 12, welche diesen Theil des Apparats in natürlicher Grösse darstellt), wird das Quecksilber soweit gehoben, bis es die Spitze erreicht, und dann soweit gesenkt, dass der Meniscus zur Spitze einen kurzen Faden bildet. Nach der Zuckung kann die Spitze den zurückgefallenen Meniscus nicht wieder erreichen, der zeitmessende Strom also sich nicht wieder schliessen.

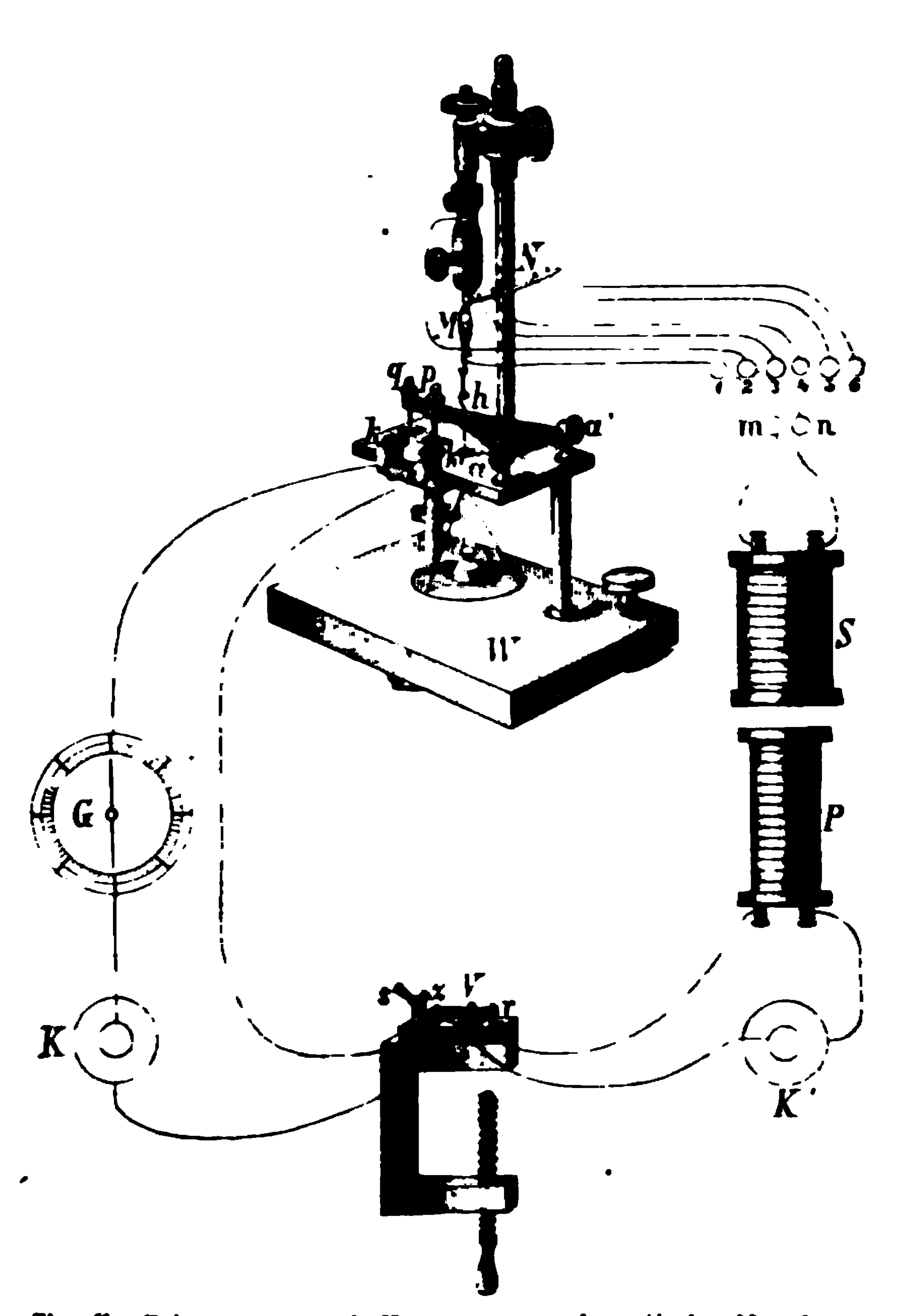



Fig. 11. Zeitmessung nach Helmholtz, schematisch. Nur der du Bois-Reymond'sche Froschunterbrecher *W*, und die Helmholtz-sche Wippe *V* (in neuerer Form) perspectivisch.

Für genaue Zeitmessung ist es sehr wichtig, dass der Contact *p* auf das genaueste eingestellt wird; es geschieht dies erfahrungsgemäss am besten, indem man den Muskel selbst mittels der feingängigen Schraube seines Trägers so lange herablässt, wie man beim Aufschlagen des Fingers auf *p* noch ein Klappen hört.

Die Berechnung der Zeiten geschieht folgendermassen: ist *T* die

---

1 du Bois-Reymond, Abhandl. d. Berliner Acad. 1862. S. 149. (Ges. Abh. I. S. 215.)

Schwingungsdauer des Magneten, welcher ungedämpft sein muss, $h$ die beobachtete Ablenkung, $\alpha$ die Ablenkung, die der zeitmessende Strom bei permanentem Schluss hervorbringt, und $\pi$ die LUDOLF'sche Zahl, so ist die gesuchte Dauer des Stromschlusses[1]:

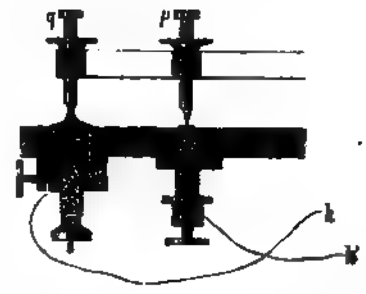


Fig. 12. Die HELMHOLTZ'sche Doppelschlussvorrichtung mit dem Quecksilberfaden (Detail zum DU BOIS-REYMOND'schen Unterbrecher, Fig. 11); 1/2 d. nat. Gr.

$$\vartheta = \frac{T}{\alpha \pi} \cdot h.$$

Da $\alpha$ für directe Ablesung viel zu gross ist, muss man statt des vollen zeitmessenden Stroms nur einen bekannten Bruchtheil desselben, mittels Nebenschliessung, durch die Boussole leiten, und aus der beobachteten Ablenkung $\alpha$ berechnen.

Ist die Ueberlastung Null, d. h. der Muskel nur soweit belastet, wie zur glatten Ausspannung nöthig ist (hierzu genügt das Gewicht des Hebels selbst), so wird der Contact sich schon dann öffnen, sobald überhaupt die Energie einen Werth über Null erreicht; die hierzu nöthige Zeit, welche man als Stadium der latenten Energie bezeichnen kann[2], ist identisch mit dem der latenten Reizung bei den graphischen Versuchen, und beträgt etwas weniger als $^1/_{100}$ Secunde. Werden jetzt, ohne die Einstellung zu ändern, Ueberlastungen auf die Wagschale gelegt, so findet man um so grössere Zeiten zwischen Reiz und Oeffnung bei $p$, je grösser die Ueberlastungen. Trägt man die Ueberlastungen als Ordinaten auf die Zeiten als Abscissen auf, so erhält man die Curve der ansteigenden Energie, $abc$, Fig. 13, nach HELMHOLTZ; die Abscissen-Theilstriche bedeuten Hundertstel Secunde vom Reizmoment $a$ ab gerechnet; die Ordinaten-Theilstriche bedeuten die Ueberlastungen in grm. Auch hier lässt sich erkennen, dass die Energie mit zuerst zunehmender, dann abnehmender Geschwindigkeit sich entwickelt.



Fig. 13. Zeitliche Entwicklung der Energie nach HELMHOLTZ.

Die Erschlaffung des Muskels nach der Zuckung, welche sich nur graphisch beobachten lässt, ist gegen das Ende mit Auf- und

1 Die Ableitung dieser Formel s. im 8. Capitel bei der Theorie der Boussole, wo auch über die Formel für gedämpften Magnet, über Beruhigungsverfahren, Ablesung u. s. w. das Nöthige angegeben ist.

2 Der Vollständigkeit halber sei eine Arbeit von HARLESS erwähnt, die zur Bestätigung des Latenzstadiums unternommen wurde: Gelehrte Anzeigen d. bayr. Acad. XLIX. S. 25. 1859.

Abschwankungen des Schreibhebels verbunden. Ein Theil derselben rührt ohne Zweifel von Eigenschwingungen des Hebels her; letztere werden nach bekannten Principien sehr vermindert, wenn man dessen Masse möglichst gering macht, und den Muskel statt durch ein Gewicht durch eine Feder spannen lässt, was Marey zuerst gethan hat.[1] Im letzteren Falle können jene Schwankungen völlig ausbleiben. Helmholtz zog zur Verminderung derselben die Axenlager stärker an, so dass etwas Reibung vorhanden war (a. a. O. S. 211, 1852).

Nach Nawalichin[2] und Brücke[3] ist die Dauer der ganzen Zuckung von ihrer Höhe fast unabhängig. Die Verdickungscurve des Muskels ist der Verkürzungscurve in ihrem Verlauf natürlich ähnlich, aber keineswegs mit ihr durchaus identisch, worauf Bernstein[4] aufmerksam gemacht hat. Letztere nämlich setzt sich, wenigstens bei indirecter Reizung oder bei Reizung an einem Ende des Muskels, aus den successiven Verkürzungen der einzelnen Querelemente zusammen, muss also in diesen Fällen mehr in die Länge gezogen sein als die Verdickungscurve; nur bei directer Totalreizung braucht dies nicht der Fall zu sein, wenn wirklich der Reiz an jeder Muskelstelle zugleich wirkt, was bei keiner Reizungsart sicher ist.



Fig. 14. Myographioncurven. *AB* und *CD* nach Helmholtz, *EF* am Pendelmyographion gewonnen 1 mit trägem Hebel und Gewicht, 2 mit leichtem Hebel und Federspannung. In Curve 1 sind die Abscissen der Originalcurve auf die Hälfte verkleinert, die Stimmgabelcurve bedeutet für Curve 1 256, für 2 512 Schw. p. sec.

In Fig. 14 stellt *AB* die in der ersten Helmholtz'schen Arbeit mitgetheilte Zuckungscurve dar, welche wegen starker Eigenschwingung des Schreibhebels zahlreiche Wendepuncte besitzt (bei *a*, *b*, *c* u. s. w., durch

1 Marey, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1866. p. 225, 403; Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 222. Paris 1868.

2 Nawalichin, Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 327. 1876.

3 Brücke, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXV. Sep.-Abdr 1877.

4 Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme S. 85. Heidelberg 1871.

punctirte Ordinaten gekennzeichnet, welche zugleich die Ordinaten der schwingungslosen Curve darstellen würden); der Reizmoment liegt bei *O*, die Abscissenaxe ist in Hundertstel Secunden eingetheilt, die auch an der Curve selbst markirt sind. *CD* ist eine mit angezogenen Axenlagern (s. oben) gezeichnete Curve aus der zweiten Helmholtz'schen Arbeit. *EF* sind zwei mit dem Pendelmyographion erhaltene Curven, 1 bei schwerer Belastung, 2 bei sehr leichtem Hebel und Federspannung; vgl. über die Abscissenwerthe derselben die Legende zur Figur. Der Reizmoment ist in den Curven durch den verticalen Strich bei *A*, *C*, *E* markirt. Selbstverständlich sind die Abscissenwerthe der Curven *AB* und *CD* ganz andere als in *EF*.

Bei geringer Belastung erreicht der Muskel nach der Zuckung seine ursprüngliche Länge nicht vollkommen wieder. Schon die von Helmholtz mitgetheilten Zuckungscurven lassen dies deutlich erkennen (s. vorstehend die Curve *CD*); als allgemeine Regel haben Schiff [1] und ich [2] es später festgestellt. Die geringe bleibende Verkürzung habe ich als Verkürzungsrückstand bezeichnet. Es scheint, dass hier zwei Umstände zusammenwirken: einmal sind bei jeder Formveränderung des Muskels innere Reibungswiderstände zu überwinden (zu denen noch äussere hinzukommen können), und eine zu kleine Last wird hierzu beim Nachlassen der verkürzenden Kräfte nicht ausreichen. Ein auf Quecksilber liegender Muskel behält nach der Zuckung überhaupt seine contrahirte Gestalt, wie Kühne [3] gefunden hat. Zweitens aber schwindet unter gewissen Umständen die Verkürzungskraft selbst nicht vollständig. Tiegel [4] hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass besonders nach heftigen directen Reizungen der Muskel nur unvollkommen erschlafft, und für diesen Fall den Verkürzungsrückstand „Contractur“ genannt. Diese Erscheinung steht, wie ich gezeigt habe [5], mit einer grossen Reihe anderer in innigem Zusammenhang, welcher weiter unten zu erörtern ist.

Die Analyse des Zuckungsvorgangs haben mehrere Autoren noch etwas weiter zu führen versucht, als es die Helmholtz'sche Untersuchung that. Man hat die Zuckung bei verschiedenen Anfangsspannungen, sei es durch Gewichte, sei es durch Federn, ausgeführt, und ferner durch Anbringung von Ueberlastungen bewirkt, dass der Muskel erst eine gewisse Verkürzungskraft erreichen musste, ehe er seine Zuckung beginnen und aufschreiben konnte.[6] Das Latenz-

1 Schiff, Lehrb. d. Muskel- und Nervenphysiol. S. 17. Lahr 1858—59.
2 Hermann, De tono ac motu musculorum nonnulla. Dissert. Berlin 1859; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 350.
3 Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 815.
4 Tiegel, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 71. 1876.
5 Hermann, ebendas. XIII. S. 370. 1876.
6 Vgl. Place, Nederl. Arch. v. Genees- en Natuurk. III. p. 177. 1867; auch On-

stadium wird selbstverständlich im letzteren Falle verlängert. Dagegen zeigte es sich im ersten von der Spannung unabhängig. Mit andern Worten: die Verkürzungskraft bedarf zu ihrer Entwicklung eine von der Spannung unabhängige Zeit, kann aber zur wirklichen Verkürzung erst dann führen, wenn sie einen den Widerständen gleichen Werth erreicht hat. Die Dauer des Latenzstadiums erscheint allerdings bei den geringsten Belastungen und namentlich wenn der Muskel in elastischer Nachverkürzung nach einer Dehnung begriffen ist, besonders kurz, nach PLACE (der dem Muskel seine Circulation belassen hatte) bis $^1/_{300}$, nach KLÜNDER sogar bis $^1/_{400}$ Secunde herab, vermuthlich weil jede grössere Spannung den Muskel etwas schädigt. Die Dauer des ganzen Verkürzungsstadiums ist nach PLACE von der Anfangsspannung unabhängig, nach KLÜNDER wächst sie mit letzterer.

Die mechanische Deutung der Zuckungscurve ist dadurch verwickelt, dass die in Bewegung gesetzten Massen in die Höhe geschleudert werden und nach der Zuckung eine Fallbewegung ausführen. So ist weder die Form der Curve der einfache Ausdruck der Entwicklung der Verkürzungskraft, noch die Hubhöhe ein Maass der letzteren. Am schönsten sieht man dies, wenn man zwischen Muskel und Last eine elastische Verbindung mittels eines Kautschukbändchens herstellt; die Hub- oder richtiger Wurfhöhe wird dann bedeutend vergrössert, einfach weil die Verkürzungskraft zuerst zur Dehnung des elastischen Bandes verwandt wird, und dessen elastische Kraft dann das Gewicht emporschleudert. Da aber der Muskel selbst schon in hohem Grade elastisch ist, so muss der gleiche Vorgang in gewissem Grade auch ohne elastisches Band stattfinden, ganz besonders, wenn der Muskel zuerst durch eine Ueberlastung festgehalten wird. Man kann demnach aus der Zuckungscurve allein nicht ersehen, ob die Verkürzungskraft sich momentan oder allmählich entwickelt, ob ihre Entwicklung schon vor Erreichung des Zuckungsmaximums beendet ist oder gar dasselbe noch überschreitet.

Das Schleudern wird, wie schon bemerkt, durch geringste Masse und grosse Widerstände des Schreibhebels beträchtlich vermindert; die Ausspannung des Muskels muss aber durchaus, wenn man eine discutirbare Curve erhalten will, während der Zuckung constant bleiben, darf also in diesem Falle nicht, wie MAREY und PLACE

---

derzoek. physiol. labor. Utrecht (2) I. p. 73. 1867; KLÜNDER, in den Untersuchungen aus dem Kieler physiol. Instit. 1868. S. 107.

es thaten, durch eine Feder geschehen, deren Spannung während der Zuckung zunimmt. Fick [1] hat die Belastung seines sehr leichten Schilfhebels durch einen um die Axe geschlungenen Faden mit Gewicht hergestellt und dadurch das Schleudern auf ein Minimum reducirt, indem das Gewicht wegen seines kurzen Hebelarms sich nur sehr wenig bewegt und nur kleine Geschwindigkeiten annimmt. Die so erhaltenen Curven zeigten sich von der Belastung in ihrem Verlaufe unabhängig. Sie sind der möglichst treue Ausdruck der Längenveränderung bei constanter Spannung.

Lässt man umgekehrt den Muskel an einem sehr kurzen Hebelarm angreifen, und auf den langen eine sehr steife Feder (Glasstreifen) wirken [2], so wird der Muskel überhaupt sich kaum verkürzen können; die mit dem langen Hebelarm aufgeschriebene Curve zeigt jetzt in ihren Ordinaten die Werthe der elastischen Spannungen wie sie in Folge der Erregung bei nahezu gehinderter Verkürzung sich entwickeln; sie stellen also ganz wie die aus den Helmholtz-schen Ueberlastungsversuchen construirten Curven, die Spannungsänderung bei (annähernd) constanter Länge dar.

Beide Curven stimmen nun nach Fick in ihrem Verlaufe nicht überein; letztere erreicht ihr Maximum früher als erstere; ausserdem liegen je zwei Puncte gleicher Länge im auf- und absteigenden Theil der ersten Curve nicht entsprechend den Punctpaaren gleicher Spannung in der zweiten Curve, sondern die Erschlaffung ist, ebenso wie das Maximum der Wirkung, in der Spannung früher nachweisbar als in der Länge.

Unter der Voraussetzung, dass diese Ergebnisse nicht etwa aus mechanischen Unvollkommenheiten des Versuches hervorgehen, berechnet Fick aus der Vergleichung der gleichen Momenten entsprechenden Längen und Spannungen, dass der Elasticitätscoëfficient des Muskels während der Contraction beständig abnimmt, und seinen Minimalwerth auch noch während der Erschlaffung behält. Indessen lehren gewisse im 7. Capitel zu erwähnende Thatsachen, dass die inneren Vorgänge im Muskel unter beiden Versuchsbedingungen nicht die gleichen sind, so dass die gleichen Zeiten entsprechenden Ordinaten beider Curven nicht in dieser Weise zu Schlüssen verwerthet werden dürfen, selbst wenn die Constanz der Länge im einen und der Spannung im andern Falle ganz genau und nicht bloss annähernd verwirklicht wäre.

---

1 Fick, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 301. 1871.
2 Vgl. Fick, a. a. O.

### 2. *Verschiedene Einflüsse auf den Verlauf der Zuckung.*

Die Geschwindigkeit mit welcher die Zuckung sich entwickelt ist von zahlreichen Umständen abhängig, vor Allem von der Natur des Muskels. Schon am Frosch zeigen sich Unterschiede, z. B. ist die Curve bei Frühlingsfröschen kürzer als bei Sommerfröschen[1], und eigens hierauf gerichtete Untersuchungen haben sogar characteristische Unterschiede im Zuckungsverlauf einzelner Froschmuskeln aufgedeckt; MAREY[2] fand die Zuckungscurve des Hyoglossus viel gedehnter, als die des Gastrocnemius.[3] Die Zuckungscurve der Schildkröte ist viel gedehnter, die der Insectenmuskeln viel kürzer als die des Frosches.[4] Wahrscheinlich kann man in der Thierreihe eine continuirliche Scala in dieser Hinsicht aufstellen, welche nach MAREY's Angaben zu urtheilen etwa beginnen würde mit der äusserst rapiden Zuckung der quergestreiften Insectenmuskeln, dann würden folgen die quergestreiften Skelettmuskeln der Vögel, Fische, Säugethiere, Frösche, zu unterst die der Schildkröte und des winterschlafenden Murmelthieres, dann die Herzmusculatur, endlich die glatten Muskeln, deren Zuckungsverlauf so zu sagen macroscopisch ist.

Sehr merkwürdige Unterschiede zeigen die rothen und blassen Muskeln gewisser Thiere, besonders des Kaninchens. Zuerst fand W. KRAUSE[5], dass bei diesem Thiere einige fast beständig contrahirte Muskeln, namentlich die Kaumuskeln, der Semitendinosus und Soleus, sich durch rothe Farbe vor den übrigen auszeichnen. Aber erst RANVIER[6], welcher zugleich gewisse Unterschiede im Bau und im Gefässverlauf neben der verschiedenen Hämoglobindurchtränkung (s. die Muskelchemie in diesem Bande) auffand, entdeckte, dass die Zuckungscurve der rothen Muskeln in allen ihren Theilen viel gedehnter ist als die der blassen, was KRONECKER & STIRLING[7] bestätigten (über die Tetanisirung beider Muskelarten s. unten sub

---

1 Vgl. NAWALICHIN, a. a. O. S. 325.

2 MAREY, Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 364, 382. Paris 1868.

3 BRÜCKE, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXV. Sep.-Abdr. 1877, deutet darauf hin, dass der Gastrocnemius, als Springmuskel, auf schnelle Contraction angewiesen ist.

4 Vgl. MAREY, a. a. O. S. 366.

5 W. KRAUSE, Die Anatomie des Kaninchens S. 24. Leipzig 1868; vgl. auch E. MEYER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 218.

6 RANVIER, Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1874. p. 5, 446; zu den rothen Muskeln gehören ausser den schon im Text genannten: Cruralis, Adductor brevis, Quadratus cruris, zu den blassen: Rectus int. und ant., beide Vasti, Adductor magnus, Biceps, Gemelli; die Wadenmusculatur ist also gemischt. Auch bei Fischen gibt es rothe und blasse, ausserdem auch aus beiderlei Fasern bestehende Muskeln.

7 KRONECKER & STIRLING, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878. S. 1.

IV. 1). Fig. 15 ist eine der letzteren Arbeit entnommene Copie; die obere Curve gehört dem (rothen) Soleus, die untere den (blassen) Gemelli an, beide zugleich vom Ischiadicus aus gereizt; die Strichelung markirt Hundertstel Secunden. (Die Curven sind von rechts nach links zu nehmen.)



Fig. 15. Zuckungscurve eines rothen (oben) und eines blassen (unten) Kaninchenmuskels. Zeitmarkirung $^1/_{100}$ Sec.

Ferner ist anzuführen, dass nach SOLTMANN[1] die Muskeln neugeborener Thiere eine sehr gestreckte Zuckungscurve besitzen.

Von den Zuständen des Muskels ist, abgesehen von den an anderer Stelle anzuführenden Wirkungen des Absterbens, der Ermüdung und gewisser Gifte, von grösstem Einfluss die Temperatur. HELMHOLTZ hat ohne Zweifel zuerst beobachtet, wie aus gewissen Stellen geschlossen werden kann, dass Abkühlung des Muskels die Zuckung in die Länge zieht. Ausdrücklich erwähnen das Gleiche PFLÜGER[2] und MAREY[3], der zugleich darauf hinweist, dass die bekannte Unbeholfenheit unserer Hände bei starker Kälte (in Berlin als „klamme Finger" bezeichnet) möglicherweise von diesem Umstand herrührt (obgleich hier wohl noch andere Umstände, besonders Sensibilitätsstörungen, mitwirken, denn die wichtigsten Fingerbeweger liegen im Vorderarm).

HELMHOLTZ fand, dass auch Abkühlung des Nerven die Muskelzuckung in die Länge zieht, und zwar nicht bloss wenn die Erregung die abgekühlte Nervenstelle zu durchlaufen hat (die Erklärung dieses Falles s. im II. Bande), sondern auch wenn die Reizung unterhalb der abgekühlten Nervenstelle oder sogar am Muskel direct stattfindet. Diese höchst paradoxe Thatsache würde nöthigen einen merkwürdigen stimmenden Einfluss jeder Nervenstelle auf die selbstständige Thätigkeit der abwärts gelegenen Theile anzunehmen. Allein sehr genaue Versuche, welche die Herren BLEULER & LEHMANN in meinem Laboratorium neuerdings mit dem Pendelmyogra-

1 SOLTMANN, Separat-Abdruck, wie es scheint aus d. Jahrb. f. Kinderheilk. 1877.
2 PFLÜGER, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 75. Berlin 1859.
3 MAREY, a. a. O. S. 257, 344.

phion angestellt haben, zeigen, dass jener Einfluss, auf den übrigens HELMHOLTZ in seiner zweiten, graphischen Arbeit nicht zurückkommt, in Wirklichkeit nicht existirt.

Ueber einige andere Einflüsse auf den Zuckungsverlauf s. unten sub IV. 2.

### 3. *Superposition zweier Zuckungen.*

HELMHOLTZ[1] leitete dem Nerven eines Muskels rasch hintereinander zwei maximale Inductionsschläge zu, indem er zwei derselben secundären Spirale genäherte primäre Stromkreise rasch hintereinander öffnete. Fiel die zweite Reizung in das Latenzstadium der ersten, so war die Curve so als ob die zweite Reizung gar nicht stattgefunden hätte; fiel sie später, so entwickelte sich ihre Zuckungscurve, und zwar in toto so hoch über die Abscissenaxe erhoben, als der Muskel zur Zeit der zweiten Reizung schon verkürzt war. Wäre *abc* (Fig. 16) die Zuckungscurve der ersten Reizung, und *def* die der zweiten Reizung, jede für sich wirkend (ihr Zeitintervall also $rr' = ad$) so hat die wirkliche Zukkung den Verlauf *aghik*. Eine zweite Reizung wirkt also so als ob der Zustand, in welchem sie den Muskel trifft, sein natürlicher wäre. Hierauf folgt dass die Gesammtverkürzung am stärksten, nämlich etwa verdoppelt ausfällt, wenn das Intervall beider Reize gleich dem Stadium der steigenden Energie einer einfachen Zuckung ist; bemerkenswerth ist, dass dies verdoppelte Zuckungsmaximum in eine Zeit fällt, wo die Wirkung der ersten Reizung, wenn ihr keine zweite gefolgt wäre, fast ganz wieder verschwunden sein würde.

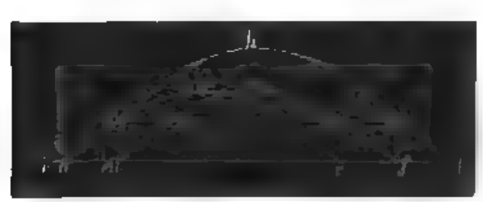


Fig. 16. Schema der Superposition zweier Zuckungen.

Sind beide Reize nicht maximal, so verstärken sie sich nach HELMHOLTZ auch dann, wenn ihr Intervall kleiner ist als das Stadium der latenten Reizung. Auch am Ureter fand ENGELMANN[2], dass unwirksame Reize, wenn sie rasch auf einander folgen, sich zu erregender Wirkung summiren können. Bei Muskeln von langsamer Contraction ist natürlich das zur Superposition nöthige Intervall entsprechend länger.

---

1 HELMHOLTZ, Monatsber. d. Berliner Acad. 1854. S. 328.
2 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 260. 1870.

## IV. Anhaltende Zusammenziehungen.

### *1. Tetanus durch successive Reizungen.*

Schon im vorigen Jahrhundert war es bekannt[1], dass rasch wiederholte Reizung eines Muskels oder seines Nerven eine anhaltende Contraction hervorbringt, welche man, wegen ihrer Aehnlichkeit mit dem durch Gift oder Krankheit hervorgerufenen Starrkrampf (*τέτανος*, Spannung) als Tetanus bezeichnete; um die Einführung des Tetanisirens in die physiologische Erforschung des Muskels haben sich hauptsächlich du Bois-Reymond (1842), Helmholtz (1845) und Ed. Weber (1846) Verdienste erworben.

Das Wesentliche des Tetanisirens besteht auf den ersten Blick darin, dass die Reize so rasch hintereinander auf die Muskeln wirken, dass keine Zeit zum Erschlaffen zwischen zwei Zuckungen übrig bleibt. Die Vergleichung der Contractionsgrössen bei Zuckung und Tetanus mit im Uebrigen gleich starken Reizen lehrt aber sofort, dass auch eine Superposition der Einzelzuckungen stattfindet.

Die Methoden zum Tetanisiren werden zweckmässiger bei der allgemeinen Nervenphysiologie besprochen (vgl. den II. Band dieses Handbuchs).

Die zur Verschmelzung der Zuckungen nöthige Reizfrequenz ist natürlich um so geringer, je langsamer die Einzelzuckung abläuft; só dass alle S. 38 und unten S. 46 erörterten Einflüsse sich auch hier geltend machen, und auf die dort genannten Literaturstellen verwiesen werden kann. Sie ist also geringer bei der Schildkröte als beim Frosch, beim Kaltblüter geringer als beim Warmblüter, und am letzteren geringer bei den rothen als bei den blassen Muskeln, geringer beim Neugebornen als beim Erwachsenen, besonders gering in der Kälte, im ermüdeten Zustande, im absterbenden Muskel, bei Vergiftung mit Veratrin und ähnlichen Substanzen, und unzweifelhaft auch geringer bei heftiger und bei directer Reizung als bei mässiger und indirecter.

Fig. 17, S. 42 (nach Marey) zeigt den Einfluss der Ermüdung; die Curve ist mit der Pince myographique am Menschen gewonnen. Die anfangs nicht tetanisirende Frequenz führt, obgleich sie unverändert bleibt, durch Ermüdung zum Tetanus. Ganz ähnliche Wirkungen erhält man schon bei kurzem Tetanisiren mit nicht ganz zureichenden Reizfrequenzen, wie man aus Fig. 18, S. 43, sieht, welche ich einer (übrigens einen ganz anderen Gegenstand betreffenden) Arbeit von Fick[2] entnehme; jeder Te-

---

[1] Vgl. die historischen Bemerkungen bei du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electr. II. 1. S. 36.

[2] Fick, in den Beiträgen zur Anat. u. Physiol., als Festgabe für C. Ludwig, I. S. 162. Leipzig 1874.



Fig. 17. (S. 41.) Tetanische Verschmelzung von Zuckungen durch Ermüdung (Mensch).

tanus dauert nur etwa 1,8 Secunden; die Reizfrequenz ist in jedem folgenden Tetanus (von links nach rechts) etwas grösser; man sieht, dass die Ermüdung die Superposition der verlangsamten Einzelzuckungen begünstigt, so dass die Tetanuscurve durch Ermüdung **ansteigt**, wie in Fig. 17. MINOT[1] hat kürzlich diese Erscheinung als neu beschrieben und aus Zunahme der Erregbarkeit während des Tetanus erklärt. Dass schon in kürzestem Tetanus Ermüdungserscheinungen sich geltend machen, zeigt sich auch in gewissen galvanischen Erscheinungen (s. d. 8. Capitel).

Ferner zeigt Fig. 19, S. 43 (nach KRONECKER & STIRLING) das Verhalten des rothen (obere Curve) und des blassen (unten) Kaninchenmuskels gegenüber gleicher Reizfrequenz (4 p. sec.); der rothe Muskel ist in Tetanus, der blasse nicht. Die Curven gehen von rechts nach links.

Dass bei minimalen Reizen der Tetanus oft nicht gleichmässig zu Stande kommt, liegt, wie KRONECKER[2] fand, nur an Mängeln der Unterbrechungsstelle, denen durch seinen „Capillarcontact" abgeholfen werden kann (s. d. II. Band).

Folgende Zahlen geben einen ungefähren Begriff von der zur tetanischen Verschmelzung der Zuckungen nöthigen Reizfrequenz pro Secunde:

| | |
|---|---|
| MAREY: | |
| Schildkröte | 2 |
| Frosch, Hyoglossus | 10 |
| „ Gastrocnemius | 27 |
| „ desgl., ermüdet | 15 |
| SOLTMANN: | |
| Neugeb. Warmblüter | 16 |
| RANVIER: | |
| Rother Kaninchenmuskel | 50 |
| Blasser „ | über 357 |
| KRONECKER & STIRLING: | |
| Rother Kaninchenmuskel | 4—10 |
| Blasser „ | über 20—30 |
| H. LANDOIS[3], MAREY[4]: | |
| Flügelmuskeln v. Insecten | über 330—440 |

1 MINOT, Journ. of anat. and physiol. XII. p. 297. 1878.

2 KRONECKER, Verhandl. d. physiol. Ges. z. Berlin 1877; im Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 571.

3 H. LANDOIS, Ztschr. f. wiss. Zool. XVII. S. 105. 1867.

4 MAREY, Compt. rend. LXVII. p. 1341. 1868; La machine animale p. 192. Paris 1873.

Die Zahlen sind unter einander nicht streng vergleichbar, da Reizstärke, Temperatur, Präparation u. s. w. Einfluss haben. Die sehr auffallenden Unterschiede in den Angaben bezüglich der Kaninchenmuskeln beruhen, wie KRONECKER & STIRLING vermuthen, möglicherweise in gewissen Mängeln der Versuche RANVIER's. Indessen sind die analogen Zahlen für Insectenmuskeln zu beachten.



Fig. 18. (S. 41.) Kurze Tetani; Reizungsdauer jedesmal 1,8 Sec. Reizfrequenz in jedem folgenden grösser, im ersten nur Zuckungen gebend.

Mit Steigerung der Reizfrequenz nimmt zunächst die Intensität des Tetanus, d. h. die Verkürzungsgrösse bei gleicher Last, ebenso die absolute Kraft (s. unten), bis zu einem gewissen Grade durch



Fig. 19. (S. 42.) Reizung eines rothen (oben) und eines blassen (unten) Kaninchenmuskels mit Schlägen p. sec. Die untere Linie markirt halbe Sec.

Superposition zu. Man sieht dies z. B. aus Fig. 20 (nach MAREY), in welcher die Reize immer schneller auf einander folgen; bei *c* ist



Fig. 20. Wirkung zunehmender Reizfrequenz auf einen Muskel. Stimmgabel 50 p. sec.

die Frequenz so gross geworden, dass gleichmässiger Tetanus eingetreten ist; die weitere Frequenzsteigerung aber erhöht die Intensität der Contraction noch weiter. (Die Stimmgabelcurve markirt Fünfzigstel Secunden.)

Bei immer weiterer Frequenzvermehrung machen sich indess Momente geltend, welche die Erregung überhaupt erschweren. Nach einer Anzahl von Untersuchungen lässt sich von einer gewissen Frequenz ab der Tetanus nur noch durch Steigerung der Intensität der Reize erzwingen, während bei der bisherigen Reizstärke nach BERNSTEIN, ENGELMANN, GRÜNHAGEN nur im Beginn der Erregung eine einzelne Zuckung („Anfangszuckung," BERNSTEIN), und nach ENGELMANN und GRÜNHAGEN auch am Schluss eine „Endzuckung" auftritt, als wäre statt der raschen Folge von Inductionsstössen ein constanter Strom vorhanden.[1] Ueber die hierzu erforderliche Frequenz gehen die Angaben weit auseinander, was nicht zu verwundern ist, da dieselbe eine Function der Stromstärke ist. Während die Einen schon bei 200—500 Reizen p. sec. den Tetanus ausbleiben sahen, erhielten ihn andere noch bei einer Frequenz von 22000 p. sec., und selbst bei mässigen Reizen.

In einem Theil der Fälle war unzweifelhaft das Ausbleiben des Tetanus nur in der bekannten Unsicherheit der Contacte bei rasch rotirenden Unterbrechungsapparaten begründet; in anderen war es die grosse Kürze der Schliessungen des primären Stromes, welche das Zustandekommen hinreichend kräftiger Inductionsströme verhinderte, wenn nicht der primäre Strom verstärkt wurde. Dagegen reichen diese Erklärungen offenbar nicht aus für den Fall, wo ein Inductionsapparat mit tetanisirenden Strömen beständig spielt, und die Zulassung der Ströme zum Präparat (durch Wegräumen einer Nebenschliessung) nur mit „Anfangszuckungen" beantwortet wird (BERNSTEIN). Die hierfür aufgestellten Erklärungen laufen zum Theil darauf hinaus, dass eine Verschmelzung der durch die Erregung bedingten galvanischen Processe im Nerven und Muskel selber bei einer allzuschnellen Folge der Reize eintrete (BERNSTEIN, GRÜN-

1 Vgl. hierzu HARLESS, gel. Anz. d. bayr. Acad. XLV. S. 47. 1857; Ztschr. f. rat. Med. (3) XIV. S. 115. 1862; HEIDENHAIN, Studien des physiol. Instit. zu Breslau I. S. 64. Leipzig 1861; GUILLEMIN, Compt. rend. LII. p. 1140. 1861; VALENTIN, Die Zuckungsgesetze des lebenden Nerven und Muskels S. 41. Leipzig u. Heidelberg 1863; Ztschr. f. Biologie IX. S. 75. 1873; MAREY, Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 384. Paris 1868; v. WITTICH, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 329. 1869; ENGELMANN, ebendas. IV. S. 3. 1871; BERNSTEIN, Untersuchungen über den Erregungsvorgang u. s. w. S. 97. Heidelberg 1871; Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 318. 1872; XVIII. S. 121. 1878; SETSCHENOW, ebendas. V. S. 114. 1872; GRÜNHAGEN, ebendas. VI. S. 157. 1872; KRONECKER & STIRLING, Monatsber. d. Berliner Acad. 1877. S. 759; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878. S. 1, 394.

HAGEN). BERNSTEIN bezieht dies auf die negativen Stromesschwankungen, deren jede etwa $^1/_{250}$ Secunde in Anspruch nimmt, so dass sie bei einer Frequenz von 250 zu verschmelzen anfangen, während GRÜNHAGEN den thierischen Theilen eine gewisse moleculare Trägheit zuschreibt, vermöge deren sie unter einer Reihe von Stössen in beständiger Veränderung verharren, als durchflösse sie ein constanter Strom (wie er vermuthet, die Resultirende der verschieden intensiven beiden Inductionsströme). ENGELMANN sucht dagegen den Grund darin, dass im Nerven und in noch höherem Grade im Muskel jede Stelle nach dem Durchgang einer Erregungswelle einer gewissen Pause bedürfe um einer neuen den Durchgang zu gestatten. Bei directer Reizung findet er an der Cathode auch bei nicht tetanisirenden Frequenzen bleibende Contraction. Sehr bemerkenswerth ist es, dass KRONECKER & STIRLING mit dem sichersten Inductionsapparat, nämlich mit Strömen, welche von einem longitudinal-schwingenden Magnetstab inducirt wurden (Näheres s. im II. Bande), bis zu den höchsten Frequenzen Tetanus erhielten, und auch keine einer Anfangszuckung entsprechende initiale Verstärkung sahen. Es sei noch erwähnt, dass die Angaben bezüglich des Ausbleibens des Tetanus nach BERNSTEIN, GRÜNHAGEN u. A. sowohl für directe (bei Curarevergiftung) als für indirecte Reizung gelten, und nach MASSON[1], GUILLEMIN, MAREY u. A. sehr frequente Inductionsströme von der Haut auch nicht empfunden werden.

### 2. *Anhaltende Contraction durch einmalige Reizung.*

Im normalen Zustande sind anscheinend niemals anhaltende Contractionen die Folge einfacher Reize. Dagegen treten sie als solche in mannigfachen abnormen Zuständen des Muskels auf.

SCHIFF hat das Verdienst, eine früher nur gelegentlich beobachtete Erscheinung an absterbenden Muskeln zuerst genauer verfolgt zu haben.[2] Streicht man über einen solchen Muskel, am besten von

1 MASSON, Ann. d. chim. et phys. (2) LXVI. p. 28. 1837; dies scheint überhaupt die erste Beobachtung über Wirkungslosigkeit allzufrequenter Ströme.

2 Eine der ersten hierhergehörigen Beobachtungen, am Gaumenorgan der Schleie, s. bei ED. WEBER, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 29. 1846. In der von BAIERLACHER citirten Stelle von REMAK, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843. S. 182 (vgl. über diese Arbeit unten Cap. 3), vermag ich eine unzweifelhafte Beschreibung der idiomusculären Contraction nicht zu erkennen. Dagegen hat BENNET DOWLER (Experimental researches on the post-mortem contractility. New-York 1846; ein Auszug von BROWN-SÉQUARD im Journ. d. l. physiol. I. p. 37) unzweifelhaft die idiomusculäre Contraction gesehen; an eben Verstorbenen sah er Muskelcontractionen auf mechanische Reizung, welche später bei abnehmender Erregbarkeit auf die Reizstelle beschränkt blieben. Die Mittheilungen von SCHIFF s. Froriep's Tageber. 1851. S. 193; Molesch. Unters. I. S. 84. 1856; Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiologie S. 17. Lahr 1858—59.

einem Warmblüter (auch an hingerichteten Menschen sind häufig solche Versuche angestellt worden), mit einem harten Gegenstande hin, so sieht man an den getroffenen Stellen eine locale, lange Zeit anhaltende Verkürzung und Verdickung in Form eines Wulstes auftreten. Am schönsten ist die Erscheinung, wenn die Striche quer zur Faserrichtung laufen, man kann mit dem Instrumente beliebige Relieffiguren schreiben. Anfangs sieht man ausser dem bleibenden localen Wulst eine rasch vorübergehende Zuckung der getroffenen Fasern in ihrer ganzen Länge; in späteren Stadien des Absterbens tritt nur der Wulst auf. Auch chemische und (was SCHIFF anfangs bestritt, KÜHNE aber feststellte) auch electrische Reize wirken in dieser Weise. SCHIFF nannte diese Erscheinung die „idiomusculäre Contraction“ aus später anzugebenden Gründen.

Bei dem soeben beschriebenen Phänomen ist heftige directe Reizung offenbar ausser dem Absterbezustand (der es namentlich beim Warmblütermuskel begünstigt) eine wesentliche Bedingung, denn sonst würde auch die fortgeleitete Zuckung des Faserrestes in anhaltende Contraction übergehen müssen. In der That lehren nun auch noch andere Beobachtungen, dass heftige directe Reizungen, und zwar an ganz normalen Muskeln, anhaltende Contractionen machen, local oder allgemein, je nach der Art der Erregung. An mageren Menschen bewirkt mechanische Reizung, Schlag auf eine musculöse Stelle, besonders wenn Knochen darunter liegen, deutliche locale Wulstbildung, die allerdings nur einige Secunden anhält, neben fortgeleiteter Zuckung der getroffenen Fasern.[1] Bei directer Totalreizung von Froschmuskeln sah ferner TIEGEL, wie schon oben S. 35 erwähnt, die Zuckung unvollkommen schwinden, ja bei Frühlingsfröschen sogar in voller Stärke als dauernde Verkürzung bestehen bleiben (s. d. S. 35 cit. Stellen).

Von Abnormitäten, welche die Beharrung der Verkürzung begünstigen, sind ferner, im Anschluss an die schon gemachten Bemerkungen über die Dauer der Zuckung überhaupt, besonders zu erwähnen die Ermüdung, die Kälte (s. oben S. 39) und die Einwirkung gewisser Gifte, besonders des Veratrins. Die schon von HELMHOLTZ bemerkte Verlängerung und unvollkommene Beendigung der Zuckungscurve durch Ermüdung haben WUNDT, MAREY,

1 Vgl. BAIERLACHER, Ztschr. f. rat. Med. (3) VIII. S. 263. 1859; AUERBACH, Jahresber. d. schles. Ges. 1859. 1860; Abhandlungen d. med. Sect. 1861; ein Auszug in Ztschr. f. rat. Med. (3) XIV. S. 215. 1862. (Nach einer Bemerkung AUERBACH's ist der Verfasser der vorstehenden Abhandlung nicht BAIERLACHER, sondern MÜHLHÄUSER; doch finde ich in der betr. Zeitschrift keine Berichtigung.

Funke u. A. näher studirt.[1] Das Veratrin, Antiarin, Digitalin und eine ganze Reihe anderer Gifte haben, wie zuerst Harless[2], dann besonders v. Bezold & Hirt, Prévost, Fick & Böhm, Buchheim & Eisenmenger festgestellt haben[3], die Eigenschaft, jede Zuckung in eine anhaltende Contraction zu verwandeln, welche dem Tetanus sehr ähnlich aussieht, und zwar liegt die Ursache, wie besonders Fick & Böhm nachwiesen, in den Muskeln und nicht in den Nerven.

### 3. *Anhaltende Contractionen durch continuirliche Einwirkungen.*

Hierher gehören die noch wenig untersuchten Verkürzungen während constanter galvanischer Durchströmung (Wundt) und während der Einwirkung höherer Temperaturen (Schmulewitsch), von welchen im folgenden Capitel die Rede ist.

### 4. *Die natürliche anhaltende Contraction.*

Zuckungsartig schnelle natürliche Bewegungen sind gegenüber den anhaltenderen Contractionen verhältnissmässig selten. Die letzteren betrachtet man ziemlich allgemein als die Folge intermittirender Erregung der motorischen Nerven, also als wirklichen Tetanus, hauptsächlich weil man durchaus kein Mittel kennt, einen normalen Muskel von seinem Nerven aus auf anderem Wege in anhaltende Verkürzung zu versetzen. Dieser Grund ist, so sehr man seine Bedeutung anerkennen muss, doch kein erschöpfender Beweis. Man glaubt aber auch directe Beweise zu haben, dass die natürliche Contraction ebenso wie der künstliche Tetanus aus verschmolzenen Zuckungen zusammengesetzt sei.

Ein ausgezeichnetes Mittel, um die discontinuirliche Natur der Contraction festzustellen, wäre der von discontinuirlichen Actionsströmen im tetanisirten Muskel herrührende secundäre Tetanus (s. das 8. Capitel). Solchen von natürlich contrahirten Muskeln zu erhalten ist aber bisher Niemand gelungen; du Bois-Reymond[4], Harless[5], neuerdings Morat & Toussaint[6], Hering & Friedrich[7] und ich[8] haben es vergebens versucht, und besten Falls nur secun-

---

1 Näheres s. unten im 4. Capitel, sub III.
2 Harless, Ztschr. f. rat. Med. (3) XIV. S. 97. 1862.
3 Genauere Literaturangaben s. in meinem Lehrb. d. exper. Toxicologie S. 346, 351, 360 u. s. w. Berlin 1874.
4 du Bois-Reymond, Untersuchungen über thier. Electr. II. 2. S. 304, 369. 1859.
5 Harless, Ztschr. f. rat. Med. (3) XIV. S. 110. 1862.
6 Morat & Toussaint, Compt. rend. LXXXII. p. 1269; LXXXIII. p. 155, 834. 1876; Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1877. p. 156.
7 Hering & Friedrich, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXII. S. 430. 1874.
8 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 260. 1877.

däre Zuckung im Beginn der Contraction erhalten. Auch der der natürlichen Contraction nahe stehende Strychnintetanus gibt nur selten und unsicher secundären Tetanus.[1] Freilich ist das Ausbleiben des secundären Tetanus noch kein zwingender Beweis gegen die discontinuirliche Natur der Contraction, so beweisend sein Eintritt für die letztere wäre. Denn erstens sind möglicherweise die willkürlichen Contractionen im Vergleich mit den künstlichen Reizungen sämmtlich zu schwach, oder geschehen mit einem relativ zu geringen Aufwand an galvanischer Action im Muskel, um erregungsfähige Stromesschwankungen zu liefern[2]; zweitens ist es möglich, dass bei der natürlichen Erregung die einzelnen Fasern nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedenen Zeiten ihre Reizstösse empfangen, oder wie Brücke[3] es ausdrückt, nicht nach Art von Salven, sondern nach Art eines Pelotonfeuers; drittens ist in vielen Versuchen der Widerstand im Kreise zu gross gewesen; viertens hat sich neuerdings herausgestellt, dass die völlig unversehrten und unermüdeten Muskeln Actionsströme besitzen, deren Resultirende, auf die Zeit gleichmässig vertheilt, Null ist, so dass nur unter gewissen Annahmen eine secundär erregende Wirkung erfordert wird (vergl. hierüber das 8. Capitel).

Eine zweite Erscheinung, welche zum Beweise der Discontinuität der Erregung bei der natürlichen Contraction dienen könnte, ist das Muskelgeräusch. Nach Wollaston wurde zuerst Grimaldi[4] auf das dumpfe Geräusch aufmerksam, welches man hört, wenn man einen Finger ins Ohr steckt und dann den Arm kräftig contrahirt. Wollaston[5] bezog dies Geräusch, welches er dem eines entfernten Wagens verglich, auf eine intermittirende Natur der Muskelcontraction, und meinte, dass eine Verlangsamung der Schwingungen durch Alter und Schwäche das Zittern der Greise hervorbringe. Die Frequenz der Schwingungen suchte er folgendermassen zu bestimmen: der Arm wurde auf ein gekerbtes Brett gestützt, über welches ein abgerundetes Holz mit solcher Geschwindigkeit hinweggeführt wurde, dass das Geräusch gleiche Höhe mit dem Muskelgeräusch hatte; so

1 Vgl. du Bois-Reymond, a. a. O.; Hermann, a. a. O. S. 262.

2 Auch wenn man den Kreis, der den willkürlich contrahirten Muskel und den stromprüfenden Nerven enthält, während des Tetanus schliesst und öffnet, entsteht keine secundäre Zuckung; vgl. du Bois-Reymond, a. a. O. S. 307, 369.

3 Brücke, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXV. Sep.-Abdr. 1877.

4 Grimaldi, Physicomathesis de lumine p. 383; nach einem Citat von Wollaston. Ich finde übrigens schon bei Haller (Elementa physiologiae IV. p. 446. 1762) das Muskelgeräusch erwähnt, und dabei citirt Swammerdam, bibl. p. 845, und Roger, De perpet. fibr. musc. palpat.

5 Wollaston, Philos. Transact. Roy. Soc. 1810; Uebersetzung von Gilbert in Gilbert's Ann. d. Physik XL. S. 32. 1812.

fand er, dass die Frequenz des letzteren zwischen 20 und 30 lag (Minimum 14—15, Maximum 35—36 per Sec.). Ein Wagen, der über ein Pflaster von 6 Zoll Steinbreite fährt, müsste, um ein Geräusch von 24 per Sec. zu geben, eine Geschwindigkeit von 8 engl. Meilen per Stunde haben, was mit der Geschwindigkeit der Cabs gut stimmt. So weit WOLLASTON. Spätere Beobachter, besonders HAUGHTON [1], COLLONGUES [2] und NATANSON [3] fanden die Tonhöhe bei den verschiedensten Muskeln und Individuen sehr constant, und bestimmten sie theils auf ähnlichen Wegen wie WOLLASTON, theils durch Orgelpfeifen, Stimmgabeln u. dgl., zu 32—36 per Sec. ($C_{-1}$—$D_{-1}$).[4]

Den nächsten bedeutenden Schritt auf diesem Gebiete machte HELMHOLTZ [5]; er beobachtete das Geräusch an sich selber, indem er Nachts bei verstopften Ohren die Kaumuskeln oder die Gesichtsmuskeln contrahirte [6], an andern Personen mittels des Stethoscops; er fand die Schwingungszahl ebenfalls zu 36—40, ermittelte aber durch Mitschwingen von federnden Blättchen [7], dass der eigentliche, freilich nicht hörbare Grundton des Muskelgeräusches 18 bis 20 Schw. per Sec. besitzt, man also nur den ersten Oberton hört. Weiter fand er, dass bei künstlicher Tetanisirung des Muskels mittels eines (entfernt aufgestellten) Inductionsapparats ein Ton gehört wird, dessen Schwingungszahl der Reizfrequenz entspricht.[8] Somit war der Schluss gerechtfertigt, dass auch der Grundton des natürlichen Muskelgeräusches ein Ausdruck der natürlichen Reizfrequenz sei, der Muskel also bei willkürlicher Contraction 18—20, wahrscheinlich 19,5 Reize per Sec. empfange. Ein ähnliches Geräusch entsteht auch beim künstlichen Tetanisiren, wenn die Ströme nicht dem Nerven oder Muskel, sondern dem Rückenmark zugeführt

1 HAUGHTON, Outlines of a theory of muscular action. London 1863; Principles of animal mechanics. 2. edition p. 16. London 1873.

2 COLLONGUES, Gaz. méd. d. Paris 1860. p. 81, 95, 137; Traité de dynamoscopie. Paris 1862.

3 NATANSON, Amtl. Ber. d. 35. Naturf.-Vers. S. 126. Königsberg 1860.

4 HAUGHTON legt Werth darauf, dass das Ohrenklingen („tinnitus"), das er seltsamerweise von einer Nervenschwingung herleitet, ebenfalls ein c sei, jedoch 5 Octaven höher als das Muskelgeräusch („susurrus"). Alle Beobachter stimmen darin überein, dass der erste Herzton gleiche Höhe mit dem Muskelgeräusch hat. Näheres über die Natur des ersten Herztons s. im IV. Bande dieses Handbuchs.

5 HELMHOLTZ, Monatsber. d. Berliner Acad. 1864. S. 307; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864. S. 766; Verh. d. naturh.-med. Ver. z. Heidelberg IV. S. 88. 1868.

6 HENSEN (Arb. a. d. Kieler physiol. Instit. 1868. S. 98) glaubt unter Umständen auch ein Muskelgeräusch des Tensor tympani hören zu können.

7 Diese Blättchen (Uhrfedern oder Papierblättchen) waren an einem Holzbrettchen befestigt, das den Muskeln angelegt wurde; das Mitschwingen war am kräftigsten, wenn das Blättchen eine Eigenschwingungszahl von 19,5, 39, 58,5 oder 78 hatte.

8 Das gleiche fand neuerdings BERNSTEIN auch am Kaninchen; von derjenigen Frequenz ab, bei welcher die „Anfangszuckung" beginnt (s. oben), erschien auch das Muskelgeräusch schwächer; vgl. Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 191. 1875.

werden.[1] Es scheint hiernach, dass die Centra der motorischen Nerven im Rückenmark sowohl die vom Gehirn ausgehende als die directe Erregung (vermuthlich auch die reflectorische und toxische) mit einer selbstständigen periodischen Action von 19—20 per Sec. beantworten.

Auch an Froschmuskeln gelang es Helmholtz das Muskelgeräusch, wenn auch sehr schwach, zu hören, indem er sie, an einen in den Gehörgang gesteckten Stab gehängt, ein Gewicht heben liess. Besser gelang es mit dem oben genannten Apparate Schwingungen der Feder zu sehen, sobald der Muskel, an das Brettchen gehängt, mit 16—20 Reizen p. sec. direct oder vom Rückenmark aus gereizt wurde; im letzteren Falle erschienen die Schwingungen der Feder von 16 p. sec. auch dann schwach, wenn das Rückenmark 120 Reize p. sec. empfing, kräftig dagegen bei 18 Reizen p. sec. 16—18 p. sec. scheint also auch für das Froschmark der Periodenwerth zu sein. Helmholtz fand ferner, dass die natürlichen Muskelschwingungen viel unregelmässiger sind, als die von Federn oder acustischen Apparaten.

Die Schlüsse bezüglich der natürlichen Contraction würden allerdings an Sicherheit bedeutend einbüssen, wenn sie blos auf das in gewöhnlicher Weise wahrgenommene Muskelgeräusch gegründet wären, denn Helmholtz fand später[2], dass dieses mit dem Resonanzton des Ohres übereinstimmt, und durch Einwirkungen auf das Ohr selbst, z. B. den Valsalva'schen Versuch, seine Höhe ändert.[3] Helmholtz geht über die Frage, wie weit diese Thatsache die Schlüsse über die Reizfrequenz des natürlichen Tetanus umstossen, stillschweigend hinweg und bemerkt nur, dass das hörbare Muskelgeräusch von 36—40 Schw. mit der Schwingungsperiode des Muskels, welche ziemlich unregelmässig ist, nichts zu thun hat, sondern nur ein durch diese unregelmässigen Erschütterungen hervorgerufener Resonanzton des Ohres ist.[4] Dass trotzdem die Periode der natürlichen Erregung vom Mark aus um 18—20 per Sec. liegt, scheint durch die objectiven Resonanzversuche an Federn, sowie durch den

---

1 Zuerst bemerkt von du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 318. (Ges. Abh. II. S. 30.)

2 Helmholtz, Verh. d. naturhist.-med. Ver. z. Heidelberg IV. S. 161. 1867; schon Collongues (a. a. O.) hatte bestritten, dass der Ton von den Muskeln herrührt.

3 So erklärt sich vielleicht auch die Beobachtung Marey's (Compt. rend. LXII. p. 1171. 1866), dass der Muskelton des Masseter bei starker Contraction höher wird als bei schwacher, durch eine gleichzeitige Aenderung der Trommelfellspannung in Folge einer Mitcontraction des Tensor tympani.

4 Dies scheint auch die richtige Erklärung der Beobachtung von Bernstein (a. a. O.), dass Kaninchenmuskeln bei chemischer Reizung des Nerven den natürlichen tiefen Muskelton geben. Bernstein macht zur Erklärung die wenig wahrscheinliche Annahme, dass der Nerv diejenige Periode, in welcher er gewöhnlich vom Rückenmark her erregt wird, durch Anpassung dergestalt zu seiner eigenen gemacht habe, dass er auch bei stetiger Reizung in sie verfällt.

von du Bois-Reymond erwähnten sehr lauten Ton des tetanisirten Kaninchens, also durch zwei von der Resonanz des Ohres unabhängige Versuchsweisen sicher festgestellt.

Die neuerdings vielfach ausgesprochenen Zweifel, ob die natürliche Contraction wirklich discontinuirlicher Natur sei, stützen sich hauptsächlich auf das Ausbleiben der secundären Zuckung und auf die Thatsache, dass das Muskelgeräusch ein Resonanzton des Ohres ist. Aus dem hier Gesagten erhellt, dass diese Zweifel nicht berechtigt sind, obgleich man zugeben muss, dass ein ganz directer Beweis sehr wünschenswerth wäre. Am vollständigsten hat Brücke (a. a. O.) die Wahrscheinlichkeitsgründe zusammengestellt, welche für discontinuirliche Natur der natürlichen Contraction, selbst ziemlich kurzer Bewegungen, sprechen; u. A. urgirt er das bei Anstrengungen auftretende Zittern. Die Frage, ob wir das Vermögen besitzen, den Ablauf einzelner Zuckungen kürzer und länger zu machen, lässt sich noch nicht mit Bestimmtheit beantworten; es ist wahrscheinlicher, dass längere Zuckungen in Wahrheit kurze Tetani sind. Ueber die regulirende Mitwirkung der Antagonisten bei der willkürlichen Bewegung s. die specielle Bewegungslehre.

Von Einigen sind die Zweifel über die Discontinuität sogar auf den künstlich erregten Tetanus ausgedehnt worden, meist wegen Mangels des secundären Tetanus [1], ein Punct der schon oben erörtert worden ist. Rouget [2] urgirt ferner, dass man am tetanisirten Muskel Schwingungen der Querstreifen nicht sehen könne, obgleich man doch die gewiss schnelleren Schwingungen der Flimmercilien recht gut sehe. Dass man an einem gespannten und tetanisirten Muskel keine Longitudinalschwingungen sieht, habe ich schon vor vielen Jahren festgestellt, indem ich auf den mit Stärke bepuderten Muskel ein Microscop richtete; die Pünctchen blieben unverzogen. Der periodische Vorgang im tetanisirten Muskel braucht aber durchaus kein grob mechanischer zu sein; schon die Stromesschwankungen genügen, um ein Geräusch hervorzubringen. Hiervon habe ich mich neuerdings überzeugt, indem ich eine leere Drahtspirale mit einem in einem entfernten Zimmer stehenden Magnetelectromotor verband und erstere ans Ohr hielt; man hört sehr deutlich ein Schnurren, welches nur durch die electrischen Molecularbewegungen im Draht erzeugt sein kann. [3] Es konnte sogar, im Hinblick hierauf, die Frage entstehen, ob nicht das isochrone Muskelgeräusch beim Helmholtz'schen Versuch lediglich von den Strömen

---

1 Ausser beim willkürlichen Tetanus vermissten ihn Hering & Friedrich (a. a. O.) beim Schliessungs- und Oeffnungstetanus durch den constanten Strom (ebenso Morat & Toussaint), bei ganz gleichmässigem Strychnintetanus, und bei dem respiratorischen Zwerchfelltetanus; Morat & Toussaint (a. a. O.) auch bei Tetanus des ermüdeten Muskels, und bei sehr schneller Reizfolge.

2 Rouget, Compt. rend. LXIV. p. 1276. 1867.

3 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 507. 1878.

selbst herrührte; allein ich habe mich überzeugt, dass dieser Versuch auch bei indirecter Reizung, wo die tönenden Muskeln gar nicht durchströmt sind, sehr gut gelingt, dass ferner, als ich an einer Thierleiche die Ströme durch Muskeln leitete und zwischen den Electroden ein Stethoscop aufsetzte, kein Geräusch zu hören war (der Versuch wurde Nachts angestellt). Hiernach scheinen die eigenen electrischen Molecularschwingungen des Muskels kräftiger zu sein, als die bei Durchströmung mit ziemlich starken Inductionsströmen; ein Wink, wie kräftig die thierisch-electrischen Ströme sind, so schwach auch ihre nach aussen abgeleiteten Zweige erscheinen.

## V. Die Fortpflanzung der Zusammenziehung längs der Muskelfaser.

Nachdem schon früher von mehreren Beobachtern wellenförmig ablaufende Contractionen beobachtet, von andern aber, wenigstens als regelmässigere Erscheinung, bestritten worden waren[1], war es Schiff[2], welcher zuerst die klare Angabe machte, dass nach localer Reizung des Muskels die Contraction sich durch die ganze Länge des Muskels fortpflanzt, soweit derselbe nicht etwa durch sehnige Inscriptionen unterbrochen ist.[3] Er beobachtete diese Fortpflanzung namentlich an absterbenden Muskeln, wo sie, beträchtlich verlangsamt, von dem idiomusculären Wulste ausgeht. Schiff schrieb jedoch, entsprechend seinen Anschauungen über Muskelerregung, diese Leitung nicht der Muskelsubstanz, sondern einer Vermittlung des Nerven zu, und erst Kühne[4] bewies durch mannigfache Versuche an curarisirten und an nervenfreien Muskeln, dass die Muskelfaser selbst das Vermögen hat, die Erregung durch ihre Länge hindurchzuleiten. Schon die strenge Beschränkung auf die gereizten Fasern selbst beweist, dass eine Vermittlung des Nerven nicht stattfindet.

Bald darauf erfolgte die erste Messung der Geschwindigkeit des Contractionsablaufs durch Aeby.[5] Ein Muskel (Gracilis des Froschs)

1 Die älteren Beobachtungen, von Baglivi, Haller, Dumas, Ficinus u. A., findet man citirt bei Ed. Weber, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 65 ff., und in der unten citirten Schrift von Aeby, S. 9 ff. Weber selbst bestritt diese Erscheinung, offenbar weil er stets den Muskel in toto tetanisirte. Von positiven Beobachtungen sind namentlich zu erwähnen die von Bowman, Philos. Transactions 1840. II. p. 457; Remak, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843. S. 182; Harless, Gelehrte Anzeigen. herausg. v. d. bayr. Acad. XXXVII. S. 254. 1853; Brücke, Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern mit Hülfe des polarisirten Lichtes S. 9. Wien 1858.

2 Schiff, Molesch. Unters. I. S. 84. 1856; Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie S. 25. Lahr 1858—59.

3 Hierzu vgl. Fick, Molesch. Unters. II. S. 62. 1857; Kupffer, Ztschr. f. rat. Med. (3) II. S. 160. 1858; Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 54. 1874.

4 Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 418, 604.

5 Aeby, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 253; Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in der quergestreiften Muskelfaser. Braunschweig 1862.

wurde horizontal ausgespannt, und schrieb mittels zweier Schreibhebel, deren jeder durch die Verdickung eines bestimmten Muskelquerschnitts gehoben wurde, die Verdickungscurve dieser beiden Querschnitte am Helmholtz'schen Myographion auf; die beiden Curven, auf derselben Abscissenaxe stehend, waren gegen einander horizontal verschoben: einmal um den Betrag des gegenseitigen Abstands beider Schreibspitzen, der gleich war dem beider Querschnitte, und zweitens um eine dem Zeitintervall zwischen dem Beginn beider Verdickungen entsprechende Länge; dies Zeitintervall zeigte sich, wenn der curarisirte [1] Muskel an einem Ende gereizt wurde, dem Abstande beider Querschnitte proportional, und so ergab sich eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle von im Maximum 1,3—1,6, im Mittel etwa 1 m. per Sec. Die Geschwindigkeit nimmt mit dem Absterben des Muskels rasch ab. Aeby schloss an seine Versuche eine klare Erörterung, welche es höchst wahrscheinlich machte, dass auch bei indirecter Reizung die Contraction wellenförmig durch die Muskelfaser abläuft, diesmal natürlich von den Eintrittsstellen der Nervenfasern ausgehend; auch vermochte er, indem er den einen Nervenast des Gracilis durchschnitt, den wellenförmigen Ablauf der Contraction im gelähmten Muskelabschnitt bei indirecter Reizung des anderen Abschnittes zu demonstriren, ein Versuch, der damals, wo noch Manche an der, freilich schon durch Kühne widerlegten Lehre von einer Verschiedenheit der idio- und neuromusculären Contraction festhielten, von Bedeutung war.

Gleichzeitig mass auch v. Bezold [2], und zwar mit ähnlichem Resultat, aber nach ganz anderer Methode, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction, wobei er freilich hauptsächlich den Einfluss galvanischer Polarisation als Versuchsziel vor Augen hatte (s. hierüber weiter unten). Er liess, indem er den Muskel in der Mitte sanft einklemmte, nur den untersten Theil seine Verkürzung aufschreiben und bestimmte die Zeit zwischen einer Reizung am

---

1 Für reine Versuche ist natürlich der Ausschluss der Mitreizung der Nerven, also die Curarevergiftung, scheinbar unentbehrlich; allein schon Aeby, und ebenso die folgenden Untersucher überzeugten sich, dass die Resultate ohne Curare ebenso ausfallen, obgleich doch die Nerven an der Reizstelle, wegen ihrer grösseren specifischen Erregbarkeit, sogar stärker erregt werden als die direct getroffene Muskelsubstanz, und durch ihre schnellere Leitung gewisse entfernte Muskelstellen in Zuckung gerathen müssen, ehe die directe musculäre Leitung sie erreicht. Der Grund liegt offenbar darin (vgl. Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 53. 1874), dass diese vereinzelten Zuckungen zur wirksamen Verdickung am zeichnenden Querschnitte noch nicht ausreichen, sondern letztere erst eintritt, wenn die direct geleitete Welle alle Fasern im gleichen Querschnitt gleichzeitig ergreift.

2 v. Bezold, Monatsber. d. Berliner Acad. 1861. S. 371; Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln S. 156. Leipzig 1861.

oberen Muskelabschnitt und dem Beginn der Zuckung des unteren; er fand etwa 1,2 m. als Geschwindigkeit der Fortpflanzung.[1]

Im Jahre 1871 erhielten gleichzeitig Bernstein und Valentin bedeutend höhere Geschwindigkeitswerthe. Ersterer[2] war durch seine Versuche über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der mit der Erregung verbundenen Negativität (s. unten im 8. Capitel) auf die Vermuthung gekommen, dass auch die Contraction schneller fortschreite, als man bis dahin gefunden hatte. Er änderte das Aeby-sche Verfahren insofern ab, als er am gleichen Muskelquerschnitt (Gruppe des Gracilis mit Semimembranosus) das Latenzstadium der Verdickungscurve einmal bei naher, einmal bei entfernter Reizstelle mass; er bestimmte also nicht die Geschwindigkeit der Contraction, sondern die freilich wohl zweifellos mit ihr identische Geschwindigkeit der ihr zu Grunde liegenden Erregung, und fand dieselbe zu 3,2—4,4 m. Auch Valentin, der früher wie Aeby 1 m. gefunden hatte, fand später[3] am frischen Sartorius Werthe von 4,3 m. und mehr.

Ich selber machte dann auf einen Mangel in den Versuchen Aeby's und Bernstein's aufmerksam[4]; die von ihnen angewandten Muskeln, der Gracilis und Semimembranosus, besitzen nämlich beide eine Inscriptio tendinea, die von ihnen nicht beachtet wurde, wenigstens nicht erwähnt wird. Dieselbe geht beim Gracilis durch sämmtliche[5], beim Semimembranosus durch den grössten Theil[6] der Fasern hindurch, musste also die Muskeln für derartige Versuche sehr ungeeignet machen (dass keine Contractionswelle die Inscriptio überschreiten kann, habe ich zum Ueberfluss am curarisirten Gracilis festgestellt), obgleich ihre sehr schräge Lage den Einfluss einigermassen verwischt. Ich wiederholte deshalb die Versuche an beiden zusammengelegten Sartorien, und zwar, wegen der geringen Genauigkeit, mit der beim graphischen Verfahren die Ablösung der Curve von der Abscisse messbar ist, nach der Pouillet'schen Zeitmessungsmethode, indem ich durch die Verdickung eines Muskelquerschnitts den Helmholtz'schen Doppelcontact (s. oben S. 32)

---

1 Aehnliche Resultate wie Aeby und v. Bezold erhielten auch Marey (Methode ähnlich der Aeby'schen), Gaz. hebd. d. Paris 1867. No. 48; Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 280. Paris 1868; ferner Place & Engelmann (Verfahren wie das v. Bezold's), Nederl. Arch. v. Genees- en Natuurk. III. p. 177. 1867; Jenaische Ztschr. f. Natur- u. Heilk. IV. S. 305. 1868.

2 Bernstein, Untersuchungen u. s. w. S. 76. 1871.

3 Valentin, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 117. 1871.

4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 48. 1874.

5 Ecker, Die Anatomie des Frosches S. 111, 113, 114. Braunschweig 1864.

6 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 351. (Ges. Abh. II. S. 573.)

öffnen liess, einmal bei naher, einmal bei entfernter directer Reizung. Die Geschwindigkeit ergab sich im Maximum zu 3,3, im Mittel zu 2,7 m. (Einige wenige Versuche ergaben Geschwindigkeiten von mehr als 5 m.; da sie ohne Vermittlung vereinzelt dastanden, habe ich sie als verdächtig ganz ausser Betracht gelassen; es wäre aber doch möglich, dass hier besonders günstige Umstände eine möglichst annähernde Erhaltung der vitalen Geschwindigkeit bewirkten, letztere also über 5 m. liegt; vergl. unten meine Versuche am Menschen.)

Der Versuch von Jendrássik [1], die Geschwindigkeit aus der einfachen Zuckungscurve durch Rechnung zu finden, muss als verfehlt bezeichnet werden. J. nimmt a priori an, dass jedes Muskeltheilchen bei der Zuckung eine Schwingung nach der bekannten Gleichung $y = a \cdot \sin \pi\, t/T$ ausführe und diese Schwingung sich wellenförmig über die Faser fortpflanze; hieraus berechnet er die Gestalt der Zuckungscurve, und indem er die wirkliche Curve mit der berechneten übereinstimmend findet, glaubt er aus der Discussion derselben und der Messung ihrer Ordinaten die Werthe: der Schwingungsdauer des Elements (0,09—0,13 Sec.), und der Fortpflanzungsgeschwindigkeit (0,5—1,2 m.) berechnen zu können. Es braucht kaum gesagt zu werden, wie unwahrscheinlich die zu Grunde gelegte Annahme, und wie viel bei der Identificirung der wirklichen und der berechneten (nach beiden Seiten natürlich vor allem symmetrischen!) Zuckungscurve unterdrückt worden ist, ganz abgesehen davon, dass die Zuckungscurve mit den oben besprochenen Mängeln behaftet ist, welche ihre unmittelbare theoretische Verwerthung verbieten.

Bernstein ist bei seinen Versuchen zuerst auf den wichtigen Umstand aufmerksam geworden, dass die Contractionswelle beim Ablauf durch die Muskelfaser an Intensität abnimmt, im Gegensatz zur Erregungswelle im Nerven.[2] Man muss deshalb, um vergleichbare Curven zu erhalten, die Reizintensität an der entfernteren Reizstelle entsprechend vergrössern, und das Aeby'sche Verfahren kann keine congruenten Curven liefern. Das gleiche Decrement hatte Bernstein auch beim Ablauf des galvanischen Erregungsvorgangs am Sartorius beobachtet, und zwar war diese Beobachtung beweisender, weil bei jener die Inscriptio die Ursache sein konnte; ich bestätigte dies Decrement der Contractionswelle auch für den Sartorius. Neuerdings hat du Bois-Reymond (a. a. O.) die Frage aufgeworfen, ob nicht das Decrement eine blosse Absterbeerscheinung sei, d. h. der ganz normale Muskel die Erregung unvermindert durch sich hindurchleite. Diese Frage ist hierauf, zunächst für den mit der Erregung verbundenen galvanischen Vorgang, in dem Sinne beantwortet

1 Jendrássik, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 513.

2 Schon 1868 hatte ich diese Abnahme wegen der Actionsströme unversehrter Muskeln vermuthet (Untersuchungen etc. III. S. 60. Berlin 1868).

worden, dass der ganz unversehrte Muskel (im lebenden Thiere oder Menschen) allerdings keine Abnahme der Erregungswelle zeigt, diese aber schon unmittelbar nach dem Ausschneiden zweifellos selbst im Froschmuskel vorhanden ist (vgl. Cap. 8).

Ausser beim Frosch ist die Geschwindigkeit der Erregungs- resp. Contractionswelle von AEBY und mir am Halsretractor der Schildkröte, von BERNSTEIN & STEINER[1] am Sternomastoideus des Hundes und auch an Kaninchenmuskeln untersucht worden. Am nächsten schliessen sich an diese Untersuchungen an: die Versuche ENGELMANN's[2] über die Leitungsgeschwindigkeit des Herzmuskels, welche später durch entsprechende Versuche über den phasischen Actionsstrom des Herzens von ENGELMANN & NUEL[3] und von BERNSTEIN & MARCHAND[4] ergänzt wurden, endlich entsprechende Versuche an glattmuskeligen Organen (z. B. Ureter)[5] und an dem Schirmmuskel der Medusen.[6] Die unten zusammengestellten Werthe lehren, dass die Leitungsgeschwindigkeit ähnliche Unterschiede zeigt wie die Dauer des Zuckungsvorgangs. Im quergestreiften Warmblütermuskel am grössten, sinkt sie beim Kaltblüter, und ist bei der Schildkröte kleiner als beim Frosch. Am Herzen ist sie bedeutend kleiner als an andern quergestreiften Muskeln, und bildet hier den Uebergang zu den sehr langsam leitenden glatten Muskeln.

Der Umstand, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit nach dem Ausschneiden des Muskels in rascher Abnahme begriffen ist, machte es sehr wahrscheinlich, dass ihr Werth im Leben weit grösser sei, als er in sämmtlichen Versuchen gefunden worden ist. Dies bestätigte sich in eminentem Grade, als ich an den Vorderarmmuskeln des M e n s c h e n den phasischen Actionsstrom untersuchte, und dabei nebenbei auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung zur Beobachtung kam[7]; ihr Werth, der absolut genau auf diesem Wege nicht feststellbar ist, liegt zwischen 10 und 13 m. p. sec, ist also viel grösser als sie im ausgeschnittenen Kaninchenmuskel von BERNSTEIN & STEINER gefunden war (2—6 m.). In ähnlichem Verhältniss sind vielleicht alle gefundenen Werthe zu multipliciren, wenn man die wirkliche vitale Geschwindigkeit erhalten will.

---

1 BERNSTEIN & STEINER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 526.
2 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 465. 1875.
3 ENGELMANN & NUEL, Akad. v. wetensch. Amsterdam 1877. 4. Nov.; Arch. f. d. ges. Physiol. XVII. S. 68. 1878.
4 MARCHAND, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 511. 1877.
5 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 265. 1869; III. S. 286. 1870.
6 ROMANES. Proceed. Roy. Soc. XXIV. p. 143. 1876; XXV. p. 464. 1877.
7 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 410. 1878.

Folgende Tabelle stellt die Hauptresultate der vorstehend erwähnten Arbeiten übersichtlich zusammen.

| Object | Geschwindigkeit, gemessen an der | | | Beobachter |
|---|---|---|---|---|
| | Contractions-welle | Erregungs-welle | negativen Phase | |
| Menschliche Muskeln im leb. Körper | — | — | 10—13 m. | Hermann. |
| Hunde- und Kaninchenmuskel ausgeschnitten | — | 3,6 m. | 2— 6 „ | Bernstein & Steiner. |
| Froschmuskel, ausgeschn. | um 1—1,2 m. | 1—1,2 „ | — | Aeby, v. Bezold, Engelmann, Place u. A. |
| „ „ | — | 3—5 „ | — | Bernstein, Valentin, Hermann. |
| „ „ | — | — | 3 „ | Bernstein. |
| Schildkrötenmuskel, ausgeschnitten | 0,57 „ | — | — | Aeby. |
| Desgl. | — | 1,8 „ | — | Hermann. |
| Herzmuskel | >0,1 „ | — | — | Marchand. |
| „ | 0,01—0,03 „ | — | bis 0,049 „ | Engelmann. |
| Ureter | 0,025 „ | — | — | Engelmann. |
| Medusenschirm | 0,5 „ | — | — | Romanes. |

Von grossem Interesse ist die Frage, ob die Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit der Intensität der Erregung zusammenhängt. Beim gewöhnlichen Muskel konnte sie bisher nicht entschieden werden, weil nur electrische Reize sich genügend abstufen lassen, stärkere directe Ströme aber durch weitere Ausbreitung im Muskel Irrthümer veranlassen könnten. Am Ureter dagegen fand Engelmann (a. a. O.), dass wenn das Leitungsvermögen schon gesunken ist, stärkere Erregungen schneller ablaufen, während im normalen Zustande dieser Einfluss nicht vorhanden ist.

Zu berücksichtigen ist, dass höchstwahrscheinlich die verschiedenen Muskeln desselben Thieres ebenso verschiedene Leitungsgeschwindigkeiten haben werden, wie ihre Zuckungsdauer verschieden ist (s. oben S. 38).

Für indirecte Reizung war zu erwarten, dass die Erregung von der Nerveneintrittsstelle aus mit ähnlicher Geschwindigkeit in der Muskelfaser ablaufen würde wie bei directer Localreizung; indessen zog du Bois-Reymond (a. a. O.), gestützt auf die Gerlach'schen Angaben über die Nervenendigung, es in Zweifel, ob es überhaupt eine Nerveneintrittsstelle im physiologischen Sinne gebe, d. h. ob nicht die vom Nerven ausgehende Erregung alle Puncte der Muskelfaser gleichzeitig ergreife. Dieser Zweifel wurde indess alsbald beseitigt, indem ich erstens den wellenförmigen Ablauf und das oben bezeichnete Decrement der Erregung auch bei indirecter Reizung auf galvanischem Wege nachwies[1] und zweitens am menschlichen Mus-

1 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 229, 238. 1877.

kel, wie eben erwähnt, für indirecte Reizung gradezu die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung feststellte. Freilich besitzen wie es scheint viele Muskelfasern mehr als Eine Nerveneintrittsstelle [1], was die Einheitlichkeit der Contraction nur fördern kann; es müssen sich dann mehrere Wellen begegnen und vielleicht überkreuzen (s. unten). Trotzdem lässt sich auf galvanischem Wege zeigen, dass jeder Muskel einen „nervösen Aequator" hat, wie ich es bezeichnet habe, d. h. einen Querschnitt, welcher die mittlere Lage aller Nerveneintrittsstellen darstellt, und auf welchen man die Leitungserscheinungen wie auf einen gemeinsamen Ausgangsort aller Erregungswellen beziehen kann (s. Cap. 8).

Ausser durch Absterben wird die Leitungsgeschwindigkeit nach allen Beobachtern auch durch Kälte, viele Gifte, wahrscheinlich auch durch Ermüdung herabgesetzt; also auch in dieser Hinsicht dieselbe Analogie mit den Einflüssen auf den Zuckungsablauf, wie bei den Verschiedenheiten nach der Natur des Muskels. Nimmt man noch die Erfahrungen über das Decrement hinzu, so ergiebt sich folgender wichtige Satz: Die Geschwindigkeit mit der sich die Erregung fortpflanzt, die Vollkommenheit mit der dies geschieht, und die Geschwindigkeit mit welcher der Verkürzungsvorgang an jeder Stelle sich abspielt, stehen unter einander in innigem Zusammenhang. Durch Absterben, Ermüdung, Kälte, Schädigungen aller Art (übermässige Reizung, Gifte) werden alle drei Vorgänge beeinträchtigt. In der Natur der Muskeln und der Thierart liegt ein weiteres Moment, welches die Geschwindigkeit des Zuckungsablaufs und der Fortleitung in gleichem Sinne beeinflusst (jedoch anscheinend nicht die Vollkommenheit der Fortpflanzung, die bei allen untersuchten Gebilden im Normalzustand gleich gross scheint).

Constante Ströme, welche den Muskel durchfliessen, haben wie unten (Cap. 3) gezeigt werden wird, einen Einfluss auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit, der jedoch bezüglich des Catelectrotonus noch streitig ist. Ferner findet sich hier, wenigstens am Ureter, auch der wichtige Umstand, dass die Erregungswelle beim Ablauf ihre Grösse ändert, indem sie anschwillt, wenn sie eine catelectrotonische Strecke durchläuft, und abnimmt im Anelectrotonus (Engelmann).

Der oben besprochene idiomusculäre Wulst stellt anscheinend den höchsten Grad der Entwicklung desjenigen Zustandes dar, in welchem die Erregung, anstatt sich in voller Stärke fortzupflanzen, an der Reizstelle in voller Stärke abnorm lange beharrt. Indessen

1 Vgl. hierüber Aeby, Untersuchungen u. s. w. S. 69 u. f.

wäre es fehlerhaft, hierauf die (im Uebrigen nicht unwahrscheinliche) Ansicht zu gründen, dass die Erregung oder wenigstens ihr initialer galvanischer Ausdruck nur dadurch sich fortpflanzen kann, dass er an der eben ergriffenen Stelle schwindet. Vielmehr ist der idiomusculäre Wulst eine an der Reizstelle relativ langsam sich entwickelnde Erscheinung, während schon unmittelbar bei der Reizung eine wahre Zuckungswelle rasch abgelaufen ist. Schiff (a. a. O.) beobachtete dass solche Wellen in gewissen Intervallen auch später noch vom Wulste ausgehen. Der idiomusculäre Wulst ist also eine selbstständige Entwicklung an der Reizstelle, gleichsam eine Erkrankung derselben, welche selbst wieder zu neuen Erregungen Anlass geben kann.

Von grossem Interesse ist die Frage, was aus den Erregungswellen werde, wenn dieselben am Ende der Faser angelangt sind. Ein Erlöschen durch Decrement findet wie bemerkt an der normalen und unversehrten Faser nicht statt. Dagegen haben Schiff und Baierlacher bei Versuchen über die idiomusculäre Contraction eine Reflexion der fortgeleiteten Wellen gesehen [1], während Auerbach eine solche vermisste (die Citate s. oben S. 45, 46); sogar mehrmalige Reflexion scheint vorzukommen. Wie dann eigentlich die Erregung zur Ruhe kommt, ist unklar. Ueber angebliche Beziehungen der an den Faserenden anlangenden Erregungswellen zu deren galvanischem Verhalten s. unten Cap. 8.

Dass die Erregungswelle von einer mittleren Reizstelle aus nach beiden Richtungen über die Faser abläuft, ist leicht an jedem Muskel, ebenso am Ureter (vgl. oben S. 56), zu beobachten, und, abgesehen davon dass die Zuckung vom Nerven aus ohne diese Eigenschaft des Muskels gar nicht verständlich wäre, namentlich im Hinblick auf die analoge, lange streitige Eigenschaft des Nerven von Wichtigkeit (vgl. den 2. Band dieses Handbuchs).

Fast gänzlich unerforscht ist bisher das Verhalten zweier sich begegnender Contractionswellen; nur soviel ist beobachtet, dass sie übereinander hinweg ihren Weg fortsetzen. [2] Idiomusculäre Wülste werden nach Schiff (a. a. O.) von den Wellen nicht überschritten.

---

1 Schon Remak sah dasselbe am Zwerchfell des Kaninchens; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843. S. 182; ebenso Harless, Gelehrte Anzeigen d. bayr. Acad. XXXVII. S. 254. 1853.

2 Vgl. Schiff, Molesch. Unters. I. S. 84. 1857.

## VI. Die verkürzende Kraft, die Hubhöhe und die Arbeitsleistung des Muskels.

### 1. *Allgemeine Beziehungen.*

Die mechanischen Leistungen eines Muskels setzen sich zusammen aus den Leistungen seiner einzelnen Fasern. In dem einfachsten Falle eines parallelfasrigen Muskels sieht man ohne Weiteres ein, dass die einzelnen Fasern neben einander an der Last angreifen, für jede Faser also sowohl in der Ruhe als während der Thätigkeit der $n^{te}$ Theil der Last in Betracht kommt, wenn $n$ Fasern den Querschnitt bilden. Jede Faser wird durch eine bestimmte Last um einen ihrer Länge proportionalen Betrag gedehnt wie jeder dehnbare Körper, und hebt eine bestimmte Last bei gegebener Erregungsgrösse ebenfalls um einen ihrer Länge proportionalen Betrag; dies erklärt sich einfach daraus, dass alle Längenelemente (wenn man vom eigenen Gewicht der Faser absieht) gleich stark belastet sind, ihre Dehnungen durch die Last und ihre Hubwirkungen auf die Last also sich zu einem ihrer Anzahl, d. h. der Länge der Faser, proportionalen Betrage summiren. Während also Dehnung und Hub bei gegebener Belastung der einzelnen Faser einfach deren Länge proportional sind, wird ein Muskel von $n$ Fasern die gleiche Dehnung erleiden, bezüglich den gleichen Hub ausüben, bei $n$facher Last. Bei verschieden langen Muskeln ist also ceteris paribus Dehnung und Hub der Länge proportional, bei verschieden dicken Muskeln ceteris paribus die die gleiche Dehnung bewirkende, bezüglich den gleichen Hub erleidende Last proportional der Faserzahl, d. h. dem Querschnitte. Diejenige Last, welche den Muskel grade zerreisst, ist hiernach offenbar von der Faserlänge unabhängig, dagegen dem Querschnitt proportional; ebenso diejenige Last, welche der Muskel eben nicht mehr zu heben vermag. Diese Beziehungen zwischen Dimensionen und Leistungen waren schon BORELLI bekannt.[1]

Bei nicht parallelfasrigen Muskeln kommt statt des geometrischen Querschnitts natürlich diejenige Fläche in Betracht, welche sämmtliche Faserquerschnitte enthält, und welche man den „physiologischen Querschnitt" nennen kann. In solchen Muskeln ist auch die Faserlänge im Allgemeinen nicht identisch mit der Länge des Muskels, resp. seines fleischigen Theils, und endlich der Hub des Gesammtmuskels nicht identisch mit der Verkürzungsgrösse der einzelnen

1 BORELLI, De motu animalium I. p. 135. Propos. CXXI und folg. Hagae Comitum 1743.

Faser. Der Gastrocnemius ist beispielsweise wegen des schrägen Verlaufs seiner kurzen Fasern ein sehr kräftiger Muskel, aber von kurzem Hube. Näheres über diese Verhältnisse s. in der speciellen Bewegungslehre.

## 2. *Die Kraft der Verkürzung.*

Indem wir die Frage nach dem Wesen und Ursprung der Verkürzungskraft noch verschieben, werden wir zunächst die Grösse derselben festzustellen suchen.

Ed. Weber [1] hat zuerst richtig die Grösse der Muskelkraft durch dasjenige Gewicht gemessen, dessen dehnende Kraft ihr das Gleichgewicht hält. Wenn an einem Muskel in dem gleichen Augenblick wo er durch Erregung sich zu verkürzen strebt, eine dehnende Kraft in Gestalt eines Gewichtes angebracht wird, so wird Verkürzung eintreten, wenn die verkürzende, Verlängerung, wenn die dehnende Kraft die grössere ist; sind beide gleich gross, so behält der Muskel seine Ruhelänge. Die Verkürzungskraft wird also durch dasjenige Gewicht gemessen, welches, im Augenblick der Erregung an den Muskel gehängt, die Verkürzung hindert, aber keine Verlängerung bewirkt. Dies Gewicht nennt Weber die „absolute Kraft des Muskels“.

Die Verwirklichung des Versuchs in der eben angedeuteten Form ist von Weber selbst nicht ausgeführt worden. Die dazu nöthige Methodik ist erst durch das Helmholtz'sche Ueberlastungsverfahren (s. oben S. 31) geschaffen worden, welches gestattet, auf den Muskel bei seiner Ruhelänge im Augenblick der beginnenden Verkürzung eine dehnende Kraft wirken zu lassen. Man hat einfach diejenige Ueberlastung aufzusuchen, bei welcher der Muskel den Contact eben nicht mehr lösen kann. Solche Versuche sind gelegentlich andrer Untersuchungen schon von Schwann [2], Helmholtz [3] und von mir [4] angestellt, aber erst von Rosenthal [5] behufs Ermittelung der absoluten Kraft ausgeführt worden.

Weber selbst benutzte andre, weniger vollkommne Methoden. Wenn nämlich der Muskel in einem gleichmässigen Erregungszustande längere Zeit erhalten werden könnte (was nicht der Fall ist, und hierin liegt der Mangel des Verfahrens), so kann man ihn zuerst sich frei contrahiren lassen und dann während des Tetanus diejenige Last

---

1 Ed. Weber, Wagner's Handwörterb. III. 2. S. 84. 1846.
2 Schwann, in Müller's Handb. d. Physiologie II. S. 59. 1837.
3 Helmholtz, in der S. 23 ff. besprochenen Untersuchung.
4 Hermann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 392.
5 Rosenthal, Compt. rend. LXIV. p. 1143. 1867.

aufsuchen, die ihn auf seine Ruhelänge zurückdehnt; ist letzteres erfolgt, so ist wiederum die verkürzende und die dehnende Kraft im Gleichgewicht. Umgekehrt kann man auch den Muskel in der Ruhe belasten und diejenige Belastung aufsuchen, mit welcher er im Tetanus bis zur Ruhelänge sich verkürzt; dies Verfahren macht die ebenfalls unzulässige Voraussetzung, dass Dehnungen die Kraft des Muskels nicht schädigen.

Wegen der oben S. 40 ff. besprochenen Superposition ist die Kraft des Muskels im Tetanus bedeutend grösser als bei der einfachen Zuckung; von den angeführten drei Methoden ist die zweite überhaupt nur mit Tetanus ausführbar, die erste und dritte auch mit einfachen Zuckungen, wobei aber die dritte wegen des Schleuderns besonders ungenau ist. Auch mit dem Princip des Dynamometers wäre eine Bestimmung der Muskelkraft möglich, wenn die Einrichtung so getroffen wird, dass schon minimale Verkürzungen des Muskels die Feder sehr stark in Anspruch nehmen; ähnlich wie bei den S. 37 besprochenen FICK'schen Versuchen müsste der Muskel an einem sehr kurzen, eine starke Feder am langen Hebelarm angreifen.[1] VALENTIN[2] hat Dynamometerversuche in der Art angestellt, dass er, um die Verkürzung auf ein Minimum zu beschränken, das Dynamometer schon vorher fast auf den erforderlichen Grad anspannte, seine dehnende Wirkung auf den Muskel aber durch eine Arretirung hinderte; im Wesentlichen also ein Ueberlastungsverfahren.

Mit Ausnahme der Versuche WEBER's an dem parallelfasrigen, aber sehr vergänglichen Hyoglossus sind fast alle Bestimmungen der Kraft am Gastrocnemius des Frosches angestellt worden, der nur den Uebelstand hat, dass wegen seines complicirten Baues sein physiologischer Querschnitt nicht sicher zu bestimmen ist. Aus dem eben Gesagten wird aber klar, dass die Kraft nur vom Querschnitt abhängt, vergleichbare Bestimmungen also eine Reduction auf die Querschnittseinheit erfordern. Die Bestimmungen weichen ausserdem deshalb ungemein von einander ab, weil die einen auf Zuckung, die andern auf Tetanus sich beziehen.

Für den Gastrocnemius fand ich (bei Gelegenheit unten zu erörternder Versuche) bei Einzelzuckung die Kraft nicht über 400 grm., im Tetanus zu 900, ROSENTHAL zu 1000—1200 grm. Für den Quadrat-

---

1 Im Jahre 1871 habe ich solche Versuche anstellen lassen, aber statt der Feder ein Rad mit excentrischer Belastung angewandt, deren Moment mit der Drehung schnell zunahm; der Muskel zog an einem um die Axe geschlungenen Faden; brauchbare Ergebnisse wurden nicht gewonnen.

2 VALENTIN, Lehrb. d. Physiologie II. S. 176. Braunschweig 1844. (2. Aufl. II. 1. S. 217. 1847.)

centimeter Querschnitt leitet hieraus ROSENTHAL den Werth von 2800 bis 3000 grm. ab, während WEBER nur 692 grm. angiebt. Von besonderem Interesse ist die Kraft der menschlichen Muskeln, welche zuerst WEBER festzustellen suchte. Sein Resultat war im Maximum 1087 grm. pro □cm., während spätere Beobachter auch hier den 4—8fachen Werth als den richtigen angeben.

WEBER's Verfahren zur Kraftmessung am Menschen war folgendes: Um den Körper auf die Zehen, oder vielmehr die Capitula metatarsi zu erheben, d. h. die Ferse vom Boden abzulösen, müssen die Wadenmuskeln das Körpergewicht bewältigen, wobei sie aber an einem etwas längeren Hebelarm angreifen als letzteres. WEBER beschwerte nun den Körper so lange bis die Ferse eben nicht mehr abgelöst werden konnte; das Moment des Körpergewichts + seiner Beschwerung, bezogen auf den Angriffspunct der Wadenmuskeln, stellt dann deren absolute Kraft dar, die noch durch die Summe der Querschnitte beider Muskelgruppen zu dividiren ist. Zur Beschwerung des Körpers hängte WEBER an einen um die Hüften gelegten Gürtel einen ungleicharmigen Hebel mit endständigem Drehpunct an, und verschob an dessen längerem Arm ein Laufgewicht bis der gesuchte Punct erreicht war. Die zum Körpergewicht zu addirende Beschwerung ist dann gleich dem Moment des Laufgewichts und des Hebels selbst, bezogen auf den Angriffspunct der am Gürtel befestigten Zugstange. — Der physiologische Querschnitt der Wadenmusculatur konnte nur unsicher durch Messung an Leichen von annähernd gleicher Statur mit den Versuchspersonen bestimmt werden; er ergiebt sich wenn man das Volum des Muskelfleisches durch die mittlere Faserlänge dividirt, die natürlich nie genau bestimmt werden kann. Das Volum findet man indem man das absolute Gewicht durch das specifische (1,058) dividirt.

Spätere Untersucher, namentlich HENKE & KNORZ[1], HAUGHTON[2] und KOSTER[3], fanden viel höhere Werthe als WEBER und schrieben letzterem Irrthümer zu, theils in der Auswerthung der Hebelarme, theils in der Bestimmung der physiologischen Querschnitte[4]; auch scheint WEBER nicht an so jugendlich kräftigen Personen experimentirt zu haben wie seine Nachfolger. Ausser dem WEBER'schen Verfahren (nur nahm KOSTER statt des Belastungshebels einfach eine Last auf die Schultern) wurde auch an den Oberarmmuskeln und an den Streckmuskeln des Fusses (Dorsalflexoren) experimentirt, indem Gewichte bei verticalem Oberarm und horizontalem Vorderarm mittels der Hand, oder bei verticalem Unterschenkel und horizontalem Fuss mittels des 1. Metatarsalköpfchens um ein Minimum gehoben wurden. So ergaben sich folgende Werthe pro Quadratcentimeter:

---

1 KNORZ, Ein Beitrag zur Bestimmung der absoluten Muskelkraft. Dissert. Marburg 1865; HENKE, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXIV. S. 247. 1865; XXXIII. S. 148. 1868.

2 HAUGHTON, Proceed. Roy. Soc. XVI. p. 19. 1867; Principles of animal mechanics. 2. ed. p. 63. London 1873.

3 KOSTER, Nederl. Arch. v. Genees- en Natuurk. III. p. 31. 1867.

4 So berechnen HENKE & KNORZ aus den WEBER'schen Versuchen 4 statt 1 Kilo.

| | | | |
|---|---|---|---|
| Wadenmuskeln ....... | 1,087 | Kilo | Ed. Weber. (4 Kilo nach Henke corrigirt.) |
| " ....... | 9—10 | " | Koster. |
| Fussstrecker (Tib. ant. etc.) | 5,9 | " | Henke & Knorz. |
| Unterschenkelbeuger .... | 7,78 | " | Haughton. |
| Armbeuger ......... | 6,67 | " | " |
| " rechts ..... | 8,991 | " | Henke & Knorz. |
| " links ...... | 7,38 | " | " " |
| " Mittel ..... | 8,178 | " | " " |
| " rechts u. links . | 7,4 | " | Koster. |
| Froschmuskel tetanisirt .. | 0,692 | " | Weber. |
| " " .. | 2,8—3,0 | " | Rosenthal. |
| " zuckend ... | 0,4 | " | Hermann. |

Bei der geringen Uebereinstimmung der bisher gefundenen Werthe ist es nicht zu verwundern, dass über physiologische Einflüsse auf die Kraftgrösse bisher so gut wie Nichts bekannt ist. Dass der Warmblütermuskel kräftiger ist als der Kaltblütermuskel, scheint nach Vorstehendem festzustehen, es sei denn dass die Resultate an Fröschen durch den Umstand, dass die Muskeln ausgeschnitten sind, beträchtlich verkleinert werden. Ferner vergrössert Uebung nicht bloss den Umfang, sondern auch die specifische Kraft des Muskels, wie die Unterschiede zwischen rechtem und linkem Arm zeigen; Ermüdung mindert die Kraft deutlich; eine gewisse Abhängigkeit von der Ernährungsweise ist nach alltäglichen Erfahrungen höchst wahrscheinlich. Ob zwischen männlichem und weiblichem Geschlecht Unterschiede existiren, ist am Menschen noch nicht untersucht. Beim Frosche fand Baxter[1] für gewöhnlich die Männchen kräftiger; zur Begattungszeit sinke die Kraft bei beiden Geschlechtern, bei Männchen aber bedeutend stärker. Curare hat auf die Muskelkraft des Frosches keinen Einfluss.[2]

Nicht recht vergleichbar mit anderen sind diejenigen Kraftmessungen bei denen die Kraft nur auf das Gewicht des Muskels oder gar des Körpers reducirt ist. Aus Valentin's Zahlen (a. a. O.) berechne ich dass die Kraft des Gastrocnemius des Frosches seinem 900—1400 fachen Gewichte, die des Rectus abdominis seinem 1000—1100 fachen, die des Sartorius seinem 580 fachen Gewicht gleichkommt; Baxter (a. a. O.) findet für den Gastrocnemius im Normalzustand das 608 fache Gewicht (Männchen 656, Weibchen 508).

Von ganz besonderer Grösse ist nach den Untersuchungen von de Lucy[3] und F. Plateau[4] die Muskelkraft der Insecten. Plateau bestimmte dieselbe indem er die Gewichte, welche das Thier durch Zug,

---

1 Baxter, Edinb. new phil. journ. XVIII. p. 194. 1864; Arch. of med. IV. p. 326. 1867.

2 Vgl. Hermann, Lehrb. d. exper. Toxicologie S. 304. Berlin 1874.

3 de Lucy, Presse scientifique et industrielle d. deux mondes 1865. p. 583. (Cit. v. Plateau.)

4 F. Plateau, Bull. d. l'acad. d. Belg. (2) XX. p. 732. 1865; XXII. p. 283. 1866.

Flug, Sprung etc. heben kann, mit dem Körpergewicht des Thieres verglich; beim Zuge können manche Insecten bis zum 67 fachen ihres Körpergewichts bewältigen, das Pferd nur $^2/_3$ desselben. Er findet ferner die so bestimmte Kraft um so grösser je kleiner das Thier, sowohl innerhalb derselben Art, als bei Vergleichung verschiedener, und sucht den Grund in dem Umstande (auf den schon STRAUS D'URKHEIM[1], BERGMANN & LEUCKART[2] u. A. aufmerksam gemacht haben), dass der Muskelquerschnitt nur im quadratischen Verhältniss zunimmt, wenn das Gewicht in kubischem wächst; da die Kraft von ersterem abhänge, müsse zur Ausgleichung die specifische Kraft mit dem Körpergewicht wachsen. Diese Betrachtung ist irrig; schon bei gleicher specifischer Kraft (pro Quadratcentimeter Querschnitt) muss die absolut genommene Muskelkraft, wenn man sie in Körpergewicht ausdrückt, um so grösser erscheinen je kleiner letzteres[3]; und so ist es in der That.

Die absolute Kraft des Muskels hängt, wie man leicht einsieht, nicht bloss von den inneren Vorgängen ab, welche die Theilchen in der Längsrichtung einander zu nähern streben, sondern auch von der Dehnbarkeit des Muskels; je grösser letztere, um so geringer ist die absolute Kraft. Um dies zu zeigen, braucht man nur an einen Muskel ein dünnes Kautschukbändchen zu hängen und nun die absolute Kraft dieses Systems nach einer der angeführten Methoden zu bestimmen; man findet sie ungemein viel geringer als ohne das Bändchen. Ganz ebenso vermindernd muss aber auch die eigene Dehnbarkeit des Muskels wirken. Letztere wird also wahrscheinlich grade denjenigen Grad besitzen, der nöthig ist, um den Muskel vor Zerreissung bei plötzlichen Hemmnissen zu schützen (s. oben S. 12), ohne seiner Kraft unnütz Abbruch zu thun.

Bisher ist bei der Feststellung der Muskelkraft stillschweigend maximale Erregung des Muskels vorausgesetzt worden. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass der Begriff der erreichten absoluten Kraft auch für schwächere Erregungen aufgestellt, und z. B. die (weiter unten zu erörternde) Frage aufgeworfen werden kann, wie sich beim gleichen Muskel die erreichten Kräfte zu der Reizgrösse oder zu nicht mechanischen Leistungen des Muskels verhalten.

Ferner ist es klar, dass bei einer Contraction die Kraft des Mus-

---

1 STRAUS D'URKHEIM, Sur l'anatomie comparée des animaux articulés p. 188. Paris 1828. (Cit. v. PLATEAU.)

2 BERGMANN & LEUCKART, Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs S. 298. Stuttgart 1855.

3 Ist $k$ die specifische Kraft pro □ cm. Querschnitt, so ist die absolute Kraft, beim Querschnitt $q$, $K = k \cdot q$; ist $P$ das Körpergewicht, so ist das Verhältniss der Kraft zum Körpergewicht $= K/P$. — Nun sei bei einem andern Thier von $n$ fachen Dimensionen die specifische Kraft wie beim früheren unverändert $= k$; die ganze Kraft des Muskels ist dann $K' = k \cdot q' = k \cdot n^2 q$, und das Verhältniss der Kraft zum Körpergewicht ($P' = n^3 P$) ist jetzt $K'/P' = 1/n \cdot K/P$.

kels nicht plötzlich, sondern im Verlaufe der Zeit entsteht, und dass der HELMHOLTZ'sche Ueberlastungsversuch eben die Zeiten misst, welche zur Erreichung einer bestimmten, durch die Ueberlastung ausgedrückten Kraft oder Energie erforderlich sind; denn jeder Einzelversuch misst, wie lange nach der Reizung ein bestimmtes Gewicht ausreicht, den Muskel auf der Ruhelänge festzuhalten, d. h. den verkürzenden Kräften das Gleichgewicht zu halten. Auch in der von FICK bei minimalem Hube gegen eine Feder gezeichneten Curve (s. oben S. 37) sind die Ordinaten annähernd den Verkürzungskräften oder Energien proportional, so dass er sie auch als Energiecurve bezeichnet.

Während des Verkürzungsvorgangs selbst leisten die verkürzenden Kräfte Arbeit und werden dadurch verbraucht. Daher ist, je mehr sich der Muskel bereits verkürzt hat, ein um so geringeres Gewicht nöthig, um ihn auf der nunmehrigen Länge festzuhalten, d. h. die weitere Verkürzung zu verhindern, also dem Reste verkürzender Kraft das Gleichgewicht zu halten. Dies constatirte zuerst SCHWANN[1], dessen Verfahren ich neuerdings in bequemer Weise modificirt habe.[2] Man braucht nur an dem gleichen Apparate, an welchem man durch Ueberlastung die absolute Kraft für die Ruhelänge ermittelt hat (am Froschunterbrecher, s. oben S. 31, 61), nunmehr das obere Muskelende millimeterweise zu senken, so dass der Muskel erst nach einer der Senkung gleichen Verkürzung an der Last angreifen kann, und stets von neuem die Kraft zu messen; man findet, dass dieselbe mit zunehmender Verkürzung immer kleiner wird. Ueber die theoretische Bedeutung des Versuchs s. unten sub 3.

SCHWANN hatte sich einer Wage bedient, an deren einem Ende der Muskel statt der Wagschale von unten her angriff, so dass er die auf der anderen Schale liegenden Gewichte zu heben hatte; die dehnende Wirkung der letzteren war durch einen Anschlag über dem Muskelende des Wagbalkens verhindert. Wurde dieser Anschlag millimeterweise gesenkt, so griff der Muskel erst nach entsprechender Verkürzung an der Ueberlastung an. SCHWANN suchte bei bestimmter Ueberlastung (Kraft) das entsprechende Verkürzungsstadium, ich umgekehrt bei bestimmter Verkürzung die Kraft. Der Einfluss der Ermüdung wurde von SCHWANN durch sehr grosse Pausen zwischen den Einzelversuchen oder durch Wiederholung der Versuchsreihe in umgekehrter Richtung und Berechnung des Mittels aus je zwei entsprechenden Versuchen möglichst eliminirt, bei mir stets auf letztere Weise. SCHWANN fand am frischen Muskel die Kraft gradlinigt abnehmend, d. h. dem Längenüberschuss des Muskels über seine grösste Verkürzung proportional; später ist (und so fand ich es stets)

1 SCHWANN, in Müller's Handb. d. Physiologie II. S. 59. 1837.
2 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 195. 1871.

die Abnahme der Kraft in den ersten Verkürzungsstrecken am stärksten, Schwann's Versuche erstrecken sich nur auf Kräfte von 0—200 Gran[1], welchen Längendifferenzen von kaum 2 mm. entsprechen; sie erstrecken sich also nur auf den letzten Theil des Hubes in der Nähe der grössten Verkürzung; meine Versuche erstrecken sich über einen Hub von 5 (im Tetanus 7) mm. mit einer Kraftvariation von 0—400 (im Tetanus 900) Gramm.

### 3. *Die Grösse der Verkürzung.*

Die Verkürzungsgrösse oder Hubhöhe des Muskels ist, zunächst constante oder maximale Erregungsgrösse vorausgesetzt, bei gegebener Last, wie schon bemerkt, proportional der Länge des Muskels, weiter aber, wie die Erfahrung lehrt, bei gegebenem Muskel eine Function der Belastung. Wir betrachten zunächst, als den einfacheren Fall, denjenigen, in welchem der Muskel tetanisirt wird, und sehen von der initialen Hubhöhe, die man als Wurfhöhe bezeichnet, und die unten sub 4 erörtert wird, vorläufig ab. Wir wollen die Hubhöhe, in welcher der tetanisirte Muskel mit seiner Last im Gleichgewicht ist, als die Zughöhe des Muskels bezeichnen (Fick[2] hat sie „Gleichgewichtshöhe" genannt).

Sowohl die Wurfhöhen als die Zughöhen bestimmte man früher nach optischen Methoden, welche schon oben S. 5 angeführt sind. Jetzt bedient man sich der bequemeren graphischen Methoden. Bei dem Helmholtz'schen und den übrigen Myographien stellt die grösste Ordinate der Zuckungscurve die Wurfhöhe, und die definitive Höhe der Tetanuscurve die Zughöhe dar. Da aber für nicht zeitmessende Versuche die Bewegung der Schreibfläche überflüssig ist, hat man die oben S. 29 besprochenen Myographien construirt, an welchen der Schreibstift auf einer ruhenden verticalen Fläche schreibt. Die Wurfhöhen werden bei diesen Apparaten als verticale Linien verzeichnet; beim Rückgang verlängert sich die Linie stets nach unten über ihren Ausgangspunkt, letzterer muss daher besonders vor der Zuckung durch einen kleinen Horizontalstrich markirt werden. Will man eine Zughöhe verzeichnen, so muss man entweder unmittelbar nach Beginn des Tetanus, nach Verzeichnung der Wurfhöhe die Schreibplatte ein wenig horizontal verschieben, oder die Wurfhöhe gar nicht zeichnen lassen, sondern die Schreibspitze erst kurz nach Beginn des Tetanus an die Schreibfläche unter horizontaler Verschiebung der letzteren anlehnen. Durch Einführung von Reibungswiderständen (Oelflügel u. dgl.) könnte man vielleicht auch mit einfachen Zuckungen vergleichbare Zughöhen gewinnen.

Die Beziehung der Zughöhen zu den Belastungen, seit Ed. Weber vielfach experimentell festgestellt, ergiebt sich nun aus einer sehr

---

1 Schon häufig ist mir die Vermuthung gekommen, dass Joh. Müller nur durch Versehen hier Gran statt Gramm geschrieben habe.
2 Fick, Untersuchungen über Muskelarbeit. Basel 1867.

einfachen Betrachtung. Wenn, wie es im Begriff der Zughöhe liegt, von allem Schleudern abgesehen wird, so ist es offenbar für die Länge des contrahirten Muskels gleichgültig, ob er unbelastet tetanisirt und dann im Tetanus belastet wird, oder ob die Last schon vor dem Tetanus an ihm hängt. Die Zughöhe des Muskels bei der Belastung $p$ ist also einfach die Differenz der Muskellängen, wenn der Muskel einmal im Ruhezustand, einmal im thätigen Zustande durch die Last $p$ gedehnt wird. Stellt also in Fig. 21, deren Abscissen Lasten bedeuten, $BC$ die Dehnungscurve des ruhenden, $bc$ die des thätigen Muskels dar, so sind offenbar die zwischen den beiden Curven liegenden Ordinatenstücke $Bb$, $B_1b_1$, $B_2b_2$ u. s. w. die zu den Lasten 0, $Bd_1$, $Bd_2$ u. s. w. gehörigen Zughöhen.[1] Versuche, bei denen diese Zughöhen in Abständen, die den Belastungen proportional sind, aufgeschrieben werden, ergeben die in der Figur angedeutete Gestalt der Verbindungslinien der Zughöhenendpuncte, d. h. der Dehnungscurven des ruhenden und des thätigen Muskels (vgl. unten Fig. 23). Man sieht auch leicht ein, dass die Abscisse $Bd_2$ die absolute Kraft des Muskels bedeutet, denn bei dieser Last hat der thätige Muskel gleiche Länge wie der unbelastete ruhende.[2]

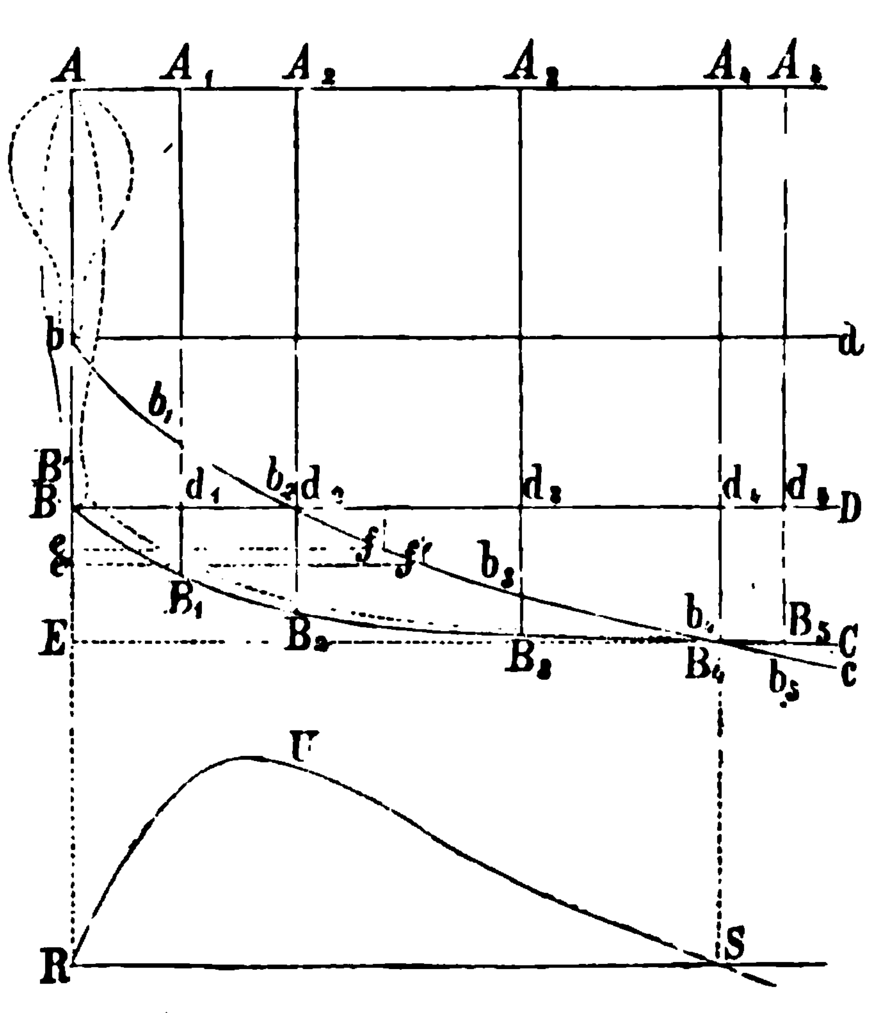


Fig. 21. Zur Weber'schen Theorie.

Die Zughöhe kann man also ihrer Grösse nach ohne alle Hypothese unbedenklich so auffassen, als ob der Muskel aus der Länge, die ihm im Ruhezustand vermöge der Last $p$ zukommt, überginge in diejenige Länge, die ihm in seiner neuen natürlichen Form, der contrahirten, unter der Dehnung der Last $p$ zugehört. Insoweit ist die sog. Weber'sche Theorie unzweifelhaft richtig und lediglich eine

1 Ausführlicheres zu dieser Schematisirung der Weber'schen Theorie s. bei Hermann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 383.

2 An dem oben S. 65 erwähnten System eines Muskels mit sehr dehnbarer Verlängerung würden die Curven $BC$ und $bc$ beide sehr viel steiler abfallen, ihren gegenseitigen Abstand aber durchweg beibehalten; der Punct $d_2$ rückt dadurch viel weiter nach vorn, die absolute Kraft wird also durch grössere Dehnbarkeit vermindert, wie a. a. O. erwähnt ist.

Umschreibung des Sachverhalts.[1] Unrichtig aber ist es, oder wenigstens eine Hypothese, die der Prüfung dringend bedarf, wenn man diese Betrachtung auch auf die Wurfhöhen anwenden will, und wenn man den eigentlichen Verkürzungsvorgang mit einer blossen elastischen Bewegung identificirt. Ersteres wird man ohne Weiteres als unberechtigt anerkennen, letzteres aber würde offenbar nur dann richtig sein, wenn die verkürzte Form schon vor dem Beginn der Verkürzung die natürliche Form des Muskels wäre, so dass er schon im Beginn der Zuckung um den vollen Betrag der Hubhöhe von seiner Gleichgewichtslage entfernt wäre, dieselbe also lediglich mit elastischen Kräften einzunehmen hätte. Wir wissen aber im Gegentheil aus der HELMHOLTZ'schen Untersuchung, dass die Verkürzungskraft, also die Tendenz zu einer neuen natürlichen Form, sich erst allmählich entwickelt, wie denn auch die Zuckungscurve von der Curve elastischer Bewegung, mit der sich eine gespannte und losgelassene Feder verkürzt, um so verschiedener ist, je mehr man, etwa nach den Methoden von MAREY und FICK (s. oben S. 34, 37), alles Schleudern ausschliesst.[2]

Wenn nun mit der eben angegebenen Beschränkung die WEBER'sche Theorie festgehalten wird, so kommt für die Beziehung zwischen Last und Zughöhe offenbar Alles auf die Dehnungscurve des thätigen Muskels an. Dieselbe kann am bequemsten aus Versuchen der eben erwähnten Art entnommen werden, und dies ist in der That die hauptsächlichste Methode WEBER's gewesen. Das scheinbar directeste Verfahren, am beständig tetanisirten Muskel Dehnungsversuche mit verschiedenen Belastungen anzustellen, ist unausführbar, weil ein gleichmässiger Tetanus von so langer Dauer unmöglich ist. Bei dem erwähnten Verfahren wird die Dauer der erforderlichen Tetanisirungen auf ein Minimum beschränkt, besonders wenn man die Zughöhen graphisch bestimmt. Trotzdem muss der unvermeidliche Fehler, den die Ermüdung bewirkt, eliminirt werden, wozu WEBER und alle seine Nachfolger das zuerst von SCHWANN angewandte Verfahren des rückgängigen Versuchs und der Mittel aus den correspondirenden Versuchspaaren (s. oben S. 66) benutzten. Aber schon beim einzelnen Tetanus wird eine constante Zughöhe selbst in den ersten Augenblicken fast nie erreicht.

WEBER berechnete die Dehnbarkeit des Muskels auf folgende

1 Nur in diesem Sinne ist überhaupt die Theorie aufgestellt worden. Alle Versuche WEBER's sind am tetanisirten Muskel angestellt, wie überhaupt sein Verfahren nur Zughöhen, und nicht Wurfhöhen zu messen gestattete.

2 Vgl. hierzu auch die Versuche von HARLESS, Abhandl. d. bayr. Acad. IX. S. 353. 1862; KLÜNDER, cit. S. 36.

Weise: Er belastete einen Muskel mit steigenden Gewichten in Sprüngen von je 5 grm. und ermittelte für jede Belastung seine Länge in der Ruhe und im Tetanus. Die Verlängerung durch den Zuwachs von 5 grm. für den Ruhezustand, dividirt durch den Mittelwerth der Ruhelängen bei den beiden successiven Belastungen ergiebt die relative Dehnung durch den Zuwachs von 5 grm., und diese Dehnung durch 5 dividirt die relative Dehnung für 1 grm. Diesen Werth nennt Weber das „Maass der Ausdehnung". Ganz ebenso wird das Maass der Ausdehnung für den thätigen Zustand bestimmt. Sind also $L'$ und $L''$ die Längen durch zwei um 5 grm. verschiedene Belastungen in der Ruhe, $l'$ und $l''$ die entsprechenden Längen in der Thätigkeit, so sind die Maasse der Ausdehnung beziehungsweise

$$\frac{2}{5} \cdot \frac{L'' - L'}{L'' + L'} \quad \text{und} \quad \frac{2}{5} \cdot \frac{l'' - l'}{l'' + l'}.$$

Die Versuche ergaben, dass erstens die Dehnbarkeit sowohl in der Ruhe (vgl. oben S. 7 u. f.) als in der Thätigkeit mit zunehmender Belastung abnimmt, und zweitens die Dehnbarkeit bei gleicher Belastung im thätigen Zustande grösser ist als in der Ruhe. In den Dehnungscurven der Fig. 21 drückt sich dies dadurch aus, dass erstens beide Dehnungscurven mit abnehmender Steilheit abfallen (einer Hyperbel etwa entsprechend), und zweitens die obere durchweg steiler abfällt als die untere. Die obere Dehnungscurve zeigt sich ferner von der Ermüdung begreiflicherweise viel abhängiger als die untere.

Die Zunahme der Dehnbarkeit oder Abnahme der Elasticität durch die Thätigkeit bestätigte Ed. Weber auch gemeinschaftlich mit seinen Brüdern E. H. und W. Weber durch Torsionsschwingungsversuche; der ruhende Muskel wurde in Torsionsschwingungen versetzt und während derselben plötzlich tetanisirt, wobei die Schwingungsdauer zunahm. Beide Versuchsweisen sind dadurch a fortiori beweisend, dass die Verdickung an sich eine Abnahme der Dehnbarkeit und im zweiten Falle die Verkürzung und Verdickung eine Abnahme der Schwingungsdauer hätte bewirken müssen.[1] Dass nicht etwa die zur Erregung benutzte galvanische Durchströmung die Elasti-

1 Die Torsionsversuche wurden auch von Wundt (Muskelbewegung S. 99) mit gleichem Resultate wiederholt; dass Wundt die Schwingungsdauer, also die Elasticität, unverändert fand, wenn der Muskel zu stark belastet oder zu ermüdet war um sich zu verkürzen, ist selbstverständlich, da die Längenconstanz an sich ja schon dasselbe bewies. Das Verfahren von Harless (Wagner's Handwörterb. d. Physiol. IV. S. 598. 1853), den Muskel im ruhenden und thätigen Zustande anzublasen und seine Tonhöhe zu bestimmen, welches scheinbar das Weber'sche Resultat bezüglich der Elasticität bestätigte, ist zu derartigen Schlüssen aus mehreren Gründen ungeeignet.

cität vermindert, wie sie es nach WERTHEIM bei Metallen thut, haben VALENTIN [1], HEIDENHAIN [2] und WUNDT (a. a. O. S. 148) durch besondere Versuche gezeigt.

Indirect wird, wie ich gezeigt habe [3], die Dehnungscurve des thätigen Muskels auch durch die oben S. 66 erörterten SCHWANN'schen Versuche festgestellt. In Fig. 22 bedeutet *bg* die Zughöhe des unbelasteten Muskels; auf die verschiedenen Abtheilungen dieser Höhe sind die durch den Versuch ermittelten Kräfte, die diesen Verkürzungsgraden entsprechen, als horizontale Ordinaten ($bb_{,}$, $cc_{,}$, $dd_{,}$ etc.) aufgetragen. Wenn nun im Stadium *ad* der Verkürzung die verkürzenden Kräfte mit der Last $dd_{,} = gk$ im Gleichgewicht sind, so ist offenbar auch $kd_{,}$ die Dehnung, welche die Last $gk$, an den thätigen Muskel *ag* gehängt, hervorbringt, *gr* also die Dehnungscurve des letzteren, welche freilich auf diesem Wege nur bis zum Puncte $b'$ ($bb'$ ist die absolute Kraft, vgl. oben S. 68) ermittelt werden kann.

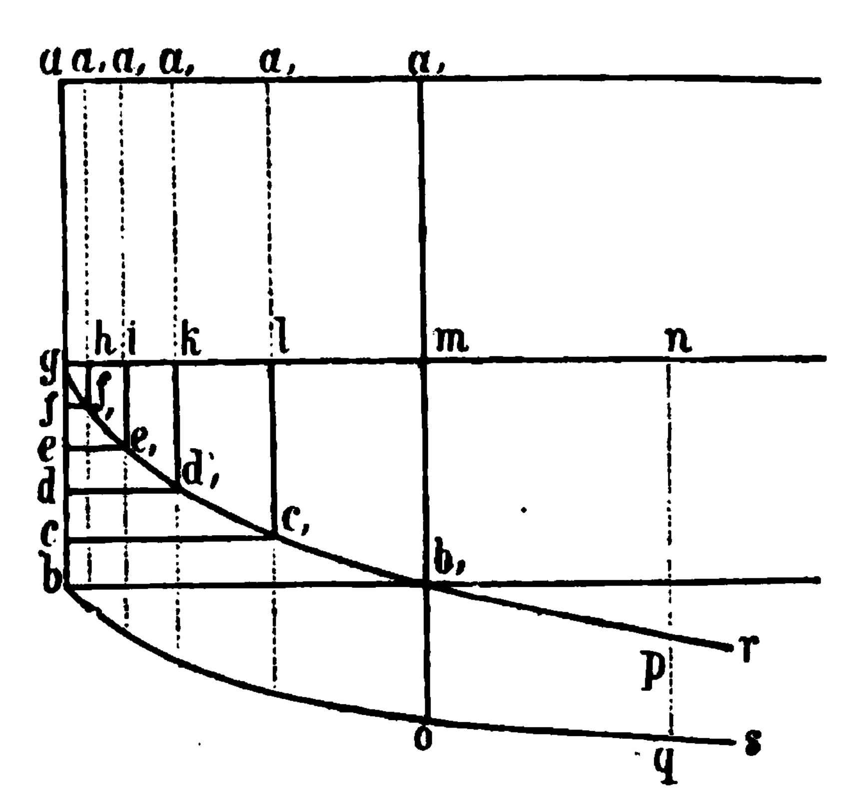


Fig. 22. Zum SCHWANN'schen Versuch.

Der steilere Abfall der oberen Dehnungscurve führt beide Curven einander immer näher; die Zughöhen nehmen also mit steigender Belastung ab. WEBER nahm an, dass die Curven sich schliesslich schneiden, die Zughöhe also am Schnittpunct Null, und bei weiterer Belastung negativ wird; er glaubte nämlich bei gewissen Belastungen Verlängerung statt Verkürzung als Folge der Reizung zu beobachten. In diesem Puncte weichen spätere Beobachter [4] von ihm ab, so dass z. B. FICK [5] die Annahme macht, dass beide Dehnungscurven sich nicht schneiden, sondern sich asymptotisch einander anschliessen.

Als **grösste** Verkürzung des nicht oder sehr wenig belasteten Muskels beobachtete WEBER den Betrag von 65—85, im Mittel 72 pCt. der Länge, während D. BERNOULLI nur 18 und PRÉVOST & DUMAS 23—27 pCt. angegeben hatten.

Je geringer die Erregung des Muskels ist, je weniger also die natürliche Gestalt des thätigen Muskels von der des ruhenden abweicht, um so näher müssen auch beide Dehnungscurven sich ein-

1 VALENTIN, Lehrb. d. Physiologie 2. Aufl. II. 1. S. 257. Braunschweig 1847.
2 HEIDENHAIN, Physiologische Studien S. 47. Berlin 1856.
3 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 195. 1871.
4 Vgl. z. B. WUNDT, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 98. Braunschweig 1858.
5 FICK, Untersuchungen über Muskelarbeit S. 47. Basel 1867.

ander anschliessen; da aber kein Grund vorhanden ist, warum ihr Schnittpunct weiter nach vorn rücken soll, am wenigsten wenn die Annahme FICK's richtig ist, dass sie sich asymptotisch nähern, so folgt daraus, dass die Abnahme der Hubhöhen mit zunehmender Last desto unmerklicher werden muss, je schwächer die Erregung überhaupt ist. Bei minimaler Reizung muss gradezu jede Last um einen gleichen minimalen Betrag gehoben werden. Diese Betrachtung liefert den Schlüssel zu der von mir [1] gemachten Beobachtung, dass zu minimaler Hebung beliebiger Lasten stets gleiche Reizstärken ausreichen, eine Thatsache, welche später auch von KRONECKER [2] und TIEGEL [3] bestätigt wurde. In Fig. 21 stellt die punctirte Linie $B'B_4$ die Dehnungscurve des sehr schwach contrahirten Muskels dar, deren Abstände von $BB_4$ (Zughöhen) für alle Lasten nahezu gleich sind.

Die WEBER'sche Lehre von der Abnahme der Elasticität im thätigen Zustand ist Gegenstand eines langen und lebhaften Streites zwischen WEBER und VOLKMANN gewesen [4], an dem sich auch einige andere Forscher betheiligt haben. Den theoretischen Hintergrund dieses Streites, nämlich die Frage nach der Natur der verkürzenden Kräfte, noch bei Seite lassend, heben wir hier nur hervor, dass vor Allem die Versuche beider Autoren überhaupt nicht vergleichbar sind, da WEBER durchweg Zughöhen, VOLKMANN aber durchweg Wurfhöhen bei Einzelzuckungen beobachtete, nur erstere aber, wie WEBER urgirt, und wie auch aus unsrer Darstellung hervorgeht, zu Schlüssen in der hier in Rede stehenden Richtung berechtigen. Ferner behauptet VOLKMANN, dass in WEBER's Versuchen die Dehnbarkeit des thätigen Muskels zu gross erschienen sei, wegen der während des Tetanus selbst stattfindenden Ermüdung und Erschlaffung; und gewiss ist es richtig und auch oben schon erwähnt, dass der tetanisirte Muskel in jedem Momente eine andere natürliche Gestalt hat, und zwar eine stets länger werdende; da aber WEBER wie wir gesehen haben bei Berechnung der Dehnbarkeit jedesmal den Mittelwerth zweier tetanischen Längen (bei Lasten die um 5 grm. verschieden sind) zu Grunde legt, welche beide selber durch Ermüdung beeinflusst sind, so wird im Grunde die Dehnungscurve eines thätigen, aber durchweg, und zwar in constantem Grade ermüdeten Muskels bestimmt (der Ermüdungsantheil aus der Dauer des Versuchs, den VOLKMANN für relativ klein hält, ist nämlich durch das WEBER'sche Recursionsverfahren eliminirt).[5] Ausser

---

1 HERMANN, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 369.

2 KRONECKER, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1871. S. 770.

3 TIEGEL, ebendaselbst 1875. S. 26.

4 Die Literatur dieses Streites ist folgende: VOLKMANN, Commentatio de elasticitate musculorum. Halle 1856; Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1856. S. 1, auch Arch. f. Anat. u. Physiol. 1857. S. 27; WEBER, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1856. S. 167, auch Arch. f. Anat. u. Physiol. 1858. S. 507; VOLKMANN, ebendaselbst 1858. S. 215; WEBER, ebendaselbst 1858. S. 542; VOLKMANN, ebenda 1860. S. 145, 705; WEBER, ebenda 1861. S. 248, 530; VOLKMANN, ebenda 1862. S. 140; Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1870. S. 57; Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 372. 1870.

5 Freilich sind auch in Bezug auf diesen Punct Einwände von VOLKMANN und

dem Uebelstande, dass nur für den ermüdeten Zustand etwas gemessen wird, ist noch ein anderer vorhanden, nämlich der, dass die tetanische Ermüdung unzweifelhaft bei grösseren Belastungen grösser ist, so dass ein weiterer Umstand hinzukommt, der der Curve einen steileren Abfall verleiht. Den Uebelstand der tetanischen Ermüdung suchte nun VOLKMANN durch blosse Zuckungen zu umgehen (wodurch aber, wie bemerkt, der eigentliche Versuchszweck vereitelt wird), und liess überdies den Muskel nicht vor der Zuckung durch das Gewicht dehnen, sondern hängte es ihm erst während der Zuckung an, entweder nachdem er eben die Ruhelänge verlassen hatte (also als Ueberlastung im HELMHOLTZ'schen Sinne), oder erst in späterem Verkürzungsstadium (die Strecke, welche der Muskel dann unbelastet zurücklegt, nennt VOLKMANN die „Flucht"). WEBER eignete sich diese letzteren Versuchsweisen, deren Vortrefflichkeit für den vorliegenden Zweck auf der Hand liegt, auch für seine Tetanusversuche an, fand aber trotzdem sein Resultat, dass der thätige Muskel dehnbarer sei, auch jetzt bestätigt, wenn auch der Unterschied kleiner erschien als früher; VOLKMANN hatte denselben bestritten und zuweilen sogar in entgegengesetztem Sinne beobachtet. Jedenfalls ist eine Wiederholung der Versuche, womöglich mit Erhaltung der Circulation im Muskel und mit Ersparung fast aller äusseren Arbeit, indem das Gewicht erst angehängt wird, nachdem die entsprechende Zughöhe nahezu zurückgelegt worden, höchst wünschenswerth.

Ein noch wichtigerer Einwand VOLKMANN's betrifft die Frage, ob überhaupt, abgesehen von jeder Art von Ermüdung, der mit 5 grm. belastete thätige Muskel der gleiche Körper sei wie der mit 500 grm. belastete, ob nicht der durch den Reiz bewirkte Anstrengungsgrad zum Theil von der Belastung abhängt. In der That sind später durch HEIDENHAIN Thatsachen gefunden worden, die in diesem Sinne sprechen und die wir weiter unten, auch in ihren Beziehungen zur WEBER'schen Theorie, erörtern werden (Cap. 7 u. 9).

Schliesslich hat indess VOLKMANN[1] selbst, bei Gelegenheit einer in theoretischem Interesse angestellten Versuchsreihe, die Abnahme der Elasticität bei der Contraction bestätigt und sich der WEBER'schen Theorie vollkommen angeschlossen.

Nicht unbestritten sind auch einige andere in unserer Darstellung enthaltene WEBER'sche Angaben. Vor Allem sind von der Regel, dass die Zughöhen mit zunehmender Last abnehmen, einige höchst bemerkenswerthe Ausnahmen gefunden worden. FICK[2] sah Muschelmuskeln grössere Lasten höher heben, und dasselbe fand HEIDENHAIN[3] und weiter auch

von WUNDT erhoben worden; die SCHWANN-WEBER'sche Elimination beruht nämlich auf der Voraussetzung, dass die Ermüdung in der Zeit gleichmässig fortschreitet, während besonders Versuche VOLKMANN's ergaben, dass ein beständig tetanisirter Muskel auf einem gleichmässig rotirenden Cylinder keine grade, sondern eine nach unten convexe Verlängerungscurve zeichnet; ferner ist der Gang der Ermüdung von der Belastung in hohem Grade abhängig. Vgl. hierüber unten, im 4. Capitel.

1 VOLKMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 1. 1873.

2 FICK, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen S. 53. Braunschweig 1863.

3 HEIDENHAIN, Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit S. 114. Leipzig 1864.

Fick[1] an tetanisirten Froschmuskeln, wenn er sich innerhalb mässiger Belastungen hielt und Ermüdung möglichst vermied, aber doch den Tetanus bis zum Maximum der Verkürzung fortsetzte; der Versuch gelingt an parallelfasrigen Muskeln nur mit indirecter Reizung, am Gastrocnemius auch mit directer. Erst mit zunehmender Ermüdung geht das Verkürzungsmaximum von den grösseren Belastungen auf mittlere und schliesslich auf die kleinste herab. Fick schloss aus seinem Resultat am Muschelmuskel, dass die Elasticität des thätigen Muskels grösser sei, als die des ruhenden, Heidenhain dagegen überzeugte sich, dass, obgleich beide (im Sinne der Weber'schen Theorie) Dehnungscurven nach der Seite der grösseren Belastungen divergiren, wie die grösseren Hubhöhen zeigen, dies doch nur in solchem Grade geschieht, dass es durch die grössere Kürze und Dicke des thätigen Muskels erklärbar ist, ja dass aus letzterem Verhältniss allein eine noch grössere Divergenz folgen würde, so dass also auf eine Abnahme der Elasticität mit Weber zu schliessen ist, und zu derselben Ansicht gelangte auch Fick in seiner zweiten Arbeit.

Donders & van Mansvelt[2] fanden bei ihren oben S. 9 besprochenen Versuchen über die Elasticität der contrahirten Vorderarmbeuger des Menschen, dass dieselbe bei verschiedenen Contractionsgraden constant bleibt (nach Weber's Lehre hätte man eine Abnahme mit zunehmendem Contractionsgrad erwarten müssen).

Vor Kurzem hat Tiegel[3] auf Grund von Versuchen an curarisirten und entbluteten Froschmuskeln, bei welchen die Muskeln in regelmässigen Intervallen und mit regelmässig wachsenden Belastungen zuckten und ihre Zuckungen in gleichen Abständen mittels eines leichten Hebels aufschrieben, die Behauptung aufgestellt, dass die Verbindungslinie der oberen Endpuncte der Striche eine (schräg abfallende) grade Linie sei. Das Gleiche fand er, wenn er die Muskeln stets von ihrer Ruhelänge aus zucken liess, also die Gewichte wie Ueberlastungen anbrachte. Ich selber[4] fand dagegen sowohl bei gewöhnlichem als bei genauer Nachahmung des Tiegel'schen Verfahrens stets diese Linie nach unten convex gekrümmt und gebe in Fig. 23 und 24 ein Facsimile eines Belastungs- und eines Ueberlastungsversuchs. Die grade Linie ist auch in der That hier höchst unwahrscheinlich, ja fast unmöglich; denn da die untere Grenzlinie (die Dehnungscurve des ruhenden Muskels) auch nach Tiegel die angegebene Krümmung hat, so ist ein Gesetz, nach welchem die auf dieser Curve stehenden Zuckungsstriche oben in einer graden Linie enden sollen, gradezu undenkbar. Mit der Frage der Weber'schen Theorie haben übrigens diese Versuche nichts zu thun, da sie Wurfhöhen und nicht Zughöhen verzeichnen; besonders ist dies der Fall in den Ueberlastungsversuchen, wo der Muskel, nachdem schon seine verkürzenden Kräfte theilweise entwickelt sind, eine Zeit lang festgehalten wird und dann erst losschnellt.[5] Be-

---

1 Fick, Untersuchungen über Muskelarbeit S. 14. Basel 1867.
2 van Mansvelt, Over de elasticiteit der spieren. Dissert. Utrecht 1863.
3 Tiegel, Arch. f. d. ges. Physiol. XII. S. 133. 1876.
4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 369. 1876.
5 Uebrigens kann ich nicht einsehen, was in dieser Frage Ueberlastungsversuche überhaupt sollen; sie führen durch anfängliches Festhalten des Muskels auf der Ruhelänge nur eine Complication mehr ein. Man könnte sagen, die Muskeln ar-

kanntlich ist jede Curve, wenn sie genügend in die Länge gezogen ist und ein relativ kleines Stück betrachtet wird, in diesem annähernd gradlinig.





Fig. 23. Wurfhöhen bei zunehmender Belastung. Fig. 24. Wurfhöhen bei zunehmender Ueberlastung.

Der zeichnende Muskel besteht in beiden Versuchen aus Triceps und Gastrocnemius, am Knie zusammenhängend, direct maximal gereizt. Die Belastungs- resp. Ueberlastungsvermehrung zwischen je 2 Zuckungen beträgt 5,5 grm. Nach jeder Zuckung wurde in Fig. 23 vor Verschiebung der Platte die neue Last zugelegt, und dann erst die kleine Horizontallinie geschrieben. Der Ausgangspunct jedes Zuckungsstrichs ist also da zu nehmen, wo ihn von rechts die kleine Horizontale trifft.

Auch WUNDT [1] erklärt die Dehnungscurve des thätigen Muskels für gradlinig; hier aber ist diese Angabe verständlicher, da WUNDT auch die Dehnungscurve des ruhenden Muskels für gradlinig hält. Die Gradlinigkeit behaupten auch DONDERS & VAN MANSVELT (a. a. O.) nach ihren Versuchen am Menschen. Man sieht, dass die Gestalt der Dehnungscurve des thätigen Muskel ebenso streitig ist wie die des ruhenden.

### *4. Die Arbeit der Verkürzung.*

Die bei der Verkürzung des Muskels geleistete äussere oder nutzbare Arbeit wird ausgedrückt durch das Product der Wurf- resp. Zughöhe mit der gehobenen Last. Die letztere besteht aber aus dem am Muskel hängenden Gewicht und dem halben Gewicht des Muskels selbst, vorausgesetzt, dass derselbe eine (im weiteren Sinne) cylindrische Gestalt hat und sich in seiner ganzen Länge gleichmässig verkürzt, Bedingungen die nur selten streng erfüllt sind. Das h a l b e Gewicht des Muskels ist in diesem Falle zu nehmen, weil am unbelasteten Muskel die Belastung jedes Längenelements dessen Abstand vom unteren Ende proportional ist, die mittlere Belastung aller Längenelemente also die des mittleren Längenelements ist, d. h. das halbe Gewicht des Muskels. In den folgenden Betrachtungen wird dies

beiten im lebenden Organismus meist mit Ueberlastung; aber es handelt sich hier nicht um Nachahmung der Bedingungen des Lebens (sonst dürfte man überhaupt nicht mit einfachen Zuckungen arbeiten), sondern um Herstellung möglichst einfacher und übersehbarer physicalischer Verhältnisse.

1 WUNDT, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 109. Braunschweig 1858.

Gewicht gegenüber der eigentlichen Belastung stets vernachlässigt werden.

Die Arbeit ist hiernach Null, sowohl bei der Belastung Null als bei der Hubhöhe Null. Sie muss demnach, da die Hubhöhen im Allgemeinen mit der zunehmenden Last abnehmen, bei einer gewissen mittleren Belastung ein Maximum sein, was schon Weber fand und u. A. auch Place (cit. S. 35) für den Fall der Vermeidung von Wurfhöhen bestätigte. Wären die Dehnungscurven des ruhenden und thätigen Muskels gradlinig, so würde das Maximum der Arbeit genau bei der Hälfte derjenigen Last liegen, welcher der Schnittpunct beider Curven, d. h. die Hubhöhe Null, entspricht; Place fand es bei einem Drittel dieser Last. Die Ordinaten der Curve *RUS* Fig. 21 stellen den Betrag der Arbeit dar, d. h. das Product von Last und Zughöhe.

Im Tetanus leistet der Muskel nur beim Verkürzungsact äussere Arbeit; während der Beharrung im verkürzten Zustande ist dieselbe Null. Ueber die innere Arbeit im Tetanus s. unten.

Die bei einer Muskelcontraction geleistete Arbeit hängt, wie man leicht einsieht, durchaus nicht bloss von Last und Erregungsgrösse, sondern auch von zahlreichen anderen Umständen ab; z. B. ob die Last an den Muskel von Beginn der Verkürzung ab oder erst später angehängt war (in diesem Falle beginnt natürlich die Arbeit, da wir vom Eigengewicht des Muskels absehen, erst mit dem Hube der Last), ob die Verkürzung schon während der Entwicklung der Verkürzungskraft oder in Folge eines anfänglichen Hemmnisses erst später begann. Auch kommt der Fall vor, dass die Last oder ihr Moment, sich während der Verkürzung selbst verändert.

Für die Verkürzungsarbeit ist offenbar nicht die bisher allein berücksichtigte Zughöhe, sondern die Wurfhöhe massgebend. Diese ist von der Zughöhe um so verschiedener (übertrifft sie um so mehr), je grössere beschleunigende Kräfte in jedem Momente der Verkürzung auf die zu bewegenden Massen einwirken. Bei gewöhnlicher Zuckung giebt es (wie schon Helmholtz entwickelt hat), da die verkürzenden Kräfte in ihrem Beginn noch bei weitem nicht völlig entwickelt sind, Strecken, die ganz ohne beschleunigende Kraft, lediglich durch Trägheit der Last und ohne entsprechende Spannung des Muskels zurückgelegt werden. Dies wird dagegen nicht der Fall sein, wenn die Umstände der Art sind, dass die verkürzende Kraft entweder schon im Beginn der Verkürzung vollkommen entwickelt oder gezwungen ist, sich anfangs in irgend einer Weise dergestalt aufzuspeichern [1] dass

[1] Diese Aufspeicherung ist so zu verstehen, als ob der Muskel eine Uhr aufzöge, die dann ihrer Natur gemäss mit der ertheilten Spannkraft arbeitet.

eine der Last entsprechende Spannung des Muskels während des ganzen Verkürzungsactes gesichert ist; solche Versuche sind besonders von Fick[1] angestellt worden.

Fick hielt z. B. den Muskel im Anfang des Tetanus (oder der Zuckung) durch einen Electromagneten auf der Ruhelänge fest und entmagnetisirte erst nach völliger Entwicklung der Muskelkraft; die letztere muss sich hierbei ganz als elastische Spannung des Muskels aufspeichern, welche dann als beschleunigende Kraft die Last hoch emporschleudert. Etwas ähnliches wird erreicht, wenn ein Widerstand in Gestalt äquilibrirter träger Massen („Schwungmassen", Fick) vorhanden ist, wenn z. B. der Muskel an der Axe eines Schwungrades angreift, auf welche zugleich die Last gewunden ist; das Schwungrad geräth nur in langsame Bewegung, während welcher der Muskel stark gespannt ist; die einmal eingeleitete Bewegung hält aber relativ lange an und windet das Gewicht weiter auf, als ohne Schwungmassen; ähnlich würde auch ein Windflügel wirken, den der Muskel in schnelle Rotation versetzte. Endlich kann man das Gleiche auf sehr einfache Weise dadurch erreichen, dass man zwischen Muskel und Schreibhebel ein dünnes Kautschukbändchen einschaltet (vgl. oben S. 65, 68). Jetzt wirkt die Muskelkraft anfangs, statt hebend auf die Last, vorzugsweise dehnend auf das Band, dessen wachgerufene Elasticität dann die eigentliche beschleunigende Kraft für die Last darstellt. Auch in diesen Versuchen fällt, wenigstens für schwächere Belastungen, die Arbeit grösser aus.[2] In zahlreichen derartigen Versuchen, bei denen der Muskel die gleiche Last abwechselnd mit und ohne eingeschaltetes elastisches Band zu heben hatte, fand ich, dass die Wurfhöhen von einer gewissen Last an umgekehrt für den Fall des elastischen Zwischengliedes kleiner sind als ohne dasselbe, vermuthlich weil der Kautschuk einen Theil der an ihm geleisteten Arbeit in Wärme umwandelt, also nicht auf die Last überträgt.

Eine anfängliche Aufspeicherung der entwickelten Muskelkräfte findet auch in dem Falle statt, wo die Last als „Ueberlastung" am Muskel bei dessen natürlicher Länge angebracht worden ist; die Arbeit ist jedoch in diesem Falle kleiner, weil der Hub erst viel höher beginnt als bei Ruhedehnung durch die Last. Fick fand ausserdem, dass im letzteren Falle die Wurfhöhe auch einen absolut höheren Punkt erreicht als im ersteren (wenigstens bei mässigen Belastungen).

Die theoretische Berechnung der Wurfhöhe und somit der Arbeit ist nur für diejenigen Fälle annähernd möglich, wo die verkürzenden Kräfte schon vor dem Beginn der Verkürzung vollkommen entwickelt sind, letztere also wirklich rein mit elastischen Kräften erfolgt (wie es in Fick's Versuchen der Fall war). Fick hat solche Berechnungen zunächst für das Aufschleudern eines Gewichtes durch eine gedehnte und dann losgelassene elastische Feder angestellt und das Resultat mit den wirklichen Wurfhöhen ziemlich übereinstimmend gefunden; Theorie und

---

1 Fick, Untersuchungen über Muskelarbeit. Basel 1867; Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg. N. F. III. S. 254. 1872.

2 Die grössere Wurfhöhe in diesem Falle hat schon Marey erörtert: Du mouvement etc. p. 456. 1868.

Versuch ergaben, dass in diesem Falle die Arbeit vom Gewicht unabhängig, d. h. die Wurfhöhe dem Gewicht umgekehrt proportional ist, so lange das Gewicht eine gewisse Grösse nicht überschreitet (nämlich dasjenige Gewicht, dessen Hebung um den Dehnungsbetrag der Feder die gleiche Arbeit kostet wie die Dehnung der Feder gekostet hat); mit grösseren Gewichten wird die Arbeit immer kleiner, und natürlich Null wenn das Gewicht so gross ist wie die Spannung der gedehnten Feder. Bei Kautschuksträngen, und noch mehr beim Muskel, blieb dagegen die Wurfhöhe und die Arbeit hinter den berechneten Werthen beträchtlich zurück, was offenbar darauf zu beziehen ist, dass bei diesen Körpern ein Theil der Arbeit (beim Muskel mehr als die Hälfte) zur Ueberwindung innerer Widerstände (unter Wärmebildung) verbraucht wird.

Eine besonders günstige Ausnutzung der Muskelkräfte findet, wie Fick gezeigt hat, statt, wenn der Muskel nicht eine constante, sondern eine in dem Maasse während des Hubes abnehmende Last hebt, dass dieselbe immer grade seiner augenblicklichen elastischen Spannung nahezu gleich ist. Um diesem Ideal sich anzunähern, brachte Fick die Last an einem Winkelhebel derartig an, dass ihr Moment im Verlaufe des Hubes abnahm und sah in der That so die Gesammtarbeit des Hubes auf mehr als das Doppelte steigen. Viele Muskeln des Körpers arbeiten in der That nach diesem vortheilhaften „Entlastungsprincip". (Näheres s. in der speciellen Bewegungslehre.)

Fig. 25. Zur Theorie der Muskelarbeit.

Die Grenze der bei voller Ausnutzung nach dem erwähnten Princip erreichbaren Muskelarbeit wird ausgedrückt durch den dreiseitigen Flächenraum zwischen der Dehnungscurve des thätigen Muskels, der durch den Nullpunct der Abscissenaxe gezogenen Ordinate und einer zur Abscisse parallelen Linie, welche durch den Schnittpunct der Dehnungscurven des ruhenden und thätigen Muskels gezogen wird.[1] In Figur 25 wäre $bEB_4$ diese Fläche; da nämlich während des Hubes die Last beständig abnimmt (von $Bd_4$ auf Null), so ist während des Hubdifferentials $ee'$ die Arbeit gleich der kleinen Fläche $ee'f'f$ (die zugehörige Last ist nämlich gleich $ef$); das Integral dieser kleinen Flächen ist aber die Fläche $bEB_4$. Der Werth dieser Fläche betrug in einem Versuch von Fick am Gastrocnemius 4820 grm.-mm. Fick bringt aber hiervon in Abzug

1 Findet asymptotischer Anschluss statt (s. oben S. 71), so muss statt des Schnittpuncts ein Punct gewählt werden, in welchem beide Curven sich möglichst nahe gekommen sind.

diejenige Arbeit, welche die dehnenden Gewichte am ruhenden Muskel verrichtet haben und nennt nur den Rest „Nutzeffect"; jene Arbeit wird durch den dreieckigen Flächenraum unter der Dehnungscurve des ruhenden Muskels ($BEB_4$) ausgedrückt, der „Nutzeffect" (bei Arbeit mit Entlastung) also durch den Flächenraum $bBB_4$ zwischen beiden Dehnungscurven, dessen Werth im angeführten Versuch 3460 grm.-mm. betrug. Auf 1 grm. Muskelsubstanz berechnet sich hiernach als Maximum des erreichbaren Nutzeffects 4,385 grm.-m., und für die entsprechend behandelten Versuche WEBER's 3,324—5,760 Grammmeter.

Ueber den maximalen Nutzeffect menschlicher Muskeln ist Nichts bekannt. Die zahlreichen einschlägigen Beobachtungen [1] betreffen lediglich den Gesammteffect eines arbeitenden Menschen bei verschiedenen Arten der Arbeit und die günstigste Ausnützung der Kräfte, Gegenstände die in die specielle Bewegungslehre gehören.

---

## DRITTES CAPITEL.

# Die Erregung des Muskels.

---

### I. Allgemeines.

Die natürlichen Muskelcontractionen sind entweder willkürlich oder reflectorisch oder automatisch, und beruhen auf Vorgängen, deren Natur in andern Theilen dieses Werkes erörtert wird. Gemeinsam ist diesen Arten der Inanspruchnahme des Muskels, dass der Muskel dem erregenden Vorgange nicht mehr gehorcht, wenn der zu ihm führende sog. motorische Nerv durchschnitten oder sonstwie an irgend einem Puncte nicht mehr unversehrt ist; der Nerv ist also der unentbehrliche Vermittler dieser Vorgänge. Verhältnissmässig selten und stets nur unter nicht ganz normalen Verhältnissen wird der Muskel durch Einwirkungen andrer Art zur Contraction gebracht, und zwar durch Eingriffe, die ihn selbst oder irgend einen Punct seines Nerven treffen, in welchem letzteren Falle wiederum völlige Integrität des Nerven zwischen der Einwirkungsstelle und dem Muskel Bedingung ist.

HALLER war der Erste, welcher dem Muskel eine „Irritabilität",

---

1 Eine treffliche Zusammenstellung der älteren Angaben hat WUNDT in seiner Lehre von der Muskelbewegung S. 199 ff. gegeben; vgl. ausserdem MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiologie etc. XI. p. 112 ff. Paris 1876; ferner die Arbeit von DONDERS, Arch. v. Genees- en Natuurk. II. p. 210. (Uebersetzt in Journ. of anat. and physiol. I. p. 168. 1867.)

d. h. die Eigenschaft, Reizungen mit Contraction zu beantworten, zuschrieb, ohne indess diejenigen Fragen aufzuwerfen, welche in neuerer Zeit den Inhalt des sog. Irritabilitätsstreits ausgemacht haben.[1] Das Resultat zahlloser seit Haller angestellter Untersuchungen über die Erregung der Muskelcontraction lässt sich in die wenigen Worte zusammenfassen, dass die Muskelfaser sich auf gewisse Einwirkungen, welche man Reize nennt, zunächst an der direct getroffenen Stelle contrahirt und diese Contraction sich durch die ganze Länge der Faser fortpflanzt, dass ferner zu den Reizen auch ein bisher unverständlicher Vorgang im Nervenende gehört, welcher selber wieder Resultat eines Fortpflanzungsprocesses im Nerven ist. Es giebt also eigentlich nur eine einzige Art, wie Muskelcontractionen entstehen, nämlich die Einwirkung von Reizen auf mindestens Einen Punct der Muskelfaser. Den häufigen und zugleich einzig natürlichen Fall jedoch, in welchem der Reiz vom Nervenende ausgeht, bezeichnet man zweckmässigerweise, um schleppende Ausdrücke zu vermeiden, als indirecte Muskelreizung, obgleich der Reiz für den Muskel selbst auch hier ein durchaus directer ist, nämlich jener unbekannte Vorgang im Nervenende. Die übrigen Arten der Muskelreizung nennt man directe Reizung.

Der Umstand, dass die Muskeln ziemlich durchweg von Nerven durchzogen sind, führte viele Autoren zu der Ansicht, dass diese letzteren für eine Muskelcontraction unentbehrlich seien und vor Allem die sog. directen Muskelreize nur durch Vermittlung der intramusculären Nerven die Contraction bewirken. Die letztere Ansicht, welche die directe Erregbarkeit des Muskels bestreitet, hat bis in die neuere Zeit hinein Vertreter gefunden, und soll hier, obgleich sie nunmehr ganz der Vergangenheit angehört, beleuchtet werden.

Vor Allem fehlt für diese Behauptung jeder positive Grund; denn das Dasein von Nervenfasern in jedem Theil des Muskels würde nur dann mit einigem Rechte auf Unentbehrlichkeit derselben für directe Reizung schliessen lassen, wenn dieser Verbreitung gar keine sonstige functionelle Bedeutung zugeschrieben werden könnte; eine solche liegt aber auf der Hand, da die Zuführung der centralen Erregungen zu jeder Muskelfaser erfordert, dass jede Muskelfaser mit Nervenfasern verbunden sei, letztere also sich im ganzen Muskel verbreiten. Dass

1 Sehr richtig ist dies in neuerer Zeit besonders von Wundt ausgeführt worden: Die Lehre von der Muskelbewegung S. 155. Braunschweig 1858. Eine klare Auseinandersetzung der Verrückung des Begriffs „Irritabilität“ finde ich schon bei Cuvier, in einem Bericht über eine Arbeit von Flourens; s. Magendie's Journ. d. physiol. expér. et pathol. II. p. 372. 1822.

ferner Muskeln, deren Nervenfasern sorgfältig aus dem Inneren herauspräparirt sind, nicht mehr erregt werden können[1], beweist nichts, da solche Muskeln durch mechanische Schädigung getödtet sind. Dass im Allgemeinen für Nerv und Muskel dieselben Einwirkungen erregend und dieselben Einwirkungen tödtlich sind, kann (abgesehen davon, dass dies nur im Grossen und Ganzen gilt, s. unten) ebenfalls nicht beweisen dass die Wirkungen auf den Muskel nur durch den Nerven zu Stande kommen, da zwei irritable Apparate offenbar gewisse gemeinsame Eigenschaften haben müssen, welche mit der Irritabilität zusammenhängen. Endlich der Umstand, dass Muskeln nach Degeneration ihrer Nerven ihre Erregbarkeit einbüssen (vgl. hierüber das 5. Capitel), beweist nur einen erhaltenden Einfluss der Centralorgane auf die Muskeln, zumal da die Nerven schon lange vor den Muskeln ihre Erregbarkeit einbüssen. Das Vorstehende sind die positiven Gründe, welche z. B. Müller in seiner Physiologie gegen die directe Muskelirritabilität anführt.

Die Gründe für die Annahme directer Muskelerregbarkeit sind zahlreich und lassen sich in folgende Gruppen bringen.

1. Gründe allgemeinerer Natur. Der Muskel stellt nur ein einzelnes Beispiel dar aus einer grossen Anzahl contractiler und zugleich irritabler Organe im Thier- und Pflanzenreich, und ist zugleich das einzige contractile Organ, welches mit Nerven versehen ist. Nur die zwingendsten positiven Gründe aber könnten dazu veranlassen, im Muskel grade die Irritabilität von dem gleichsam zufällig (nämlich zur Zuleitung centraler Erregungen) hier vorhandenen Nerven abhängig zu machen, während sie in den zahllosen andern contractilen Organen doch offenbar eine ganz directe ist.

2. Die Erregbarkeit entnervter Muskeln. Die directe Muskelerregbarkeit wird sicher bewiesen, wenn es gelingt, die Nerven innerhalb eines Muskels auf irgend einem Wege unerregbar zu machen und dann die Fortdauer der Erregbarkeit des Muskels festzustellen. Eins des ältesten Mittel hierzu ist die Durchschneidung des motorischen Nerven, welcher bald Unerregbarkeit und Entartung des ganzen peripherischen Nervenbereichs nachfolgt (s. d. 2. Band). Zu einer Zeit nun, wo die volle Nervendegeneration schon eingetreten ist, sind die Muskeln nicht allein noch direct erregbar, sondern sogar unter Umständen erregbarer als normal. Später allerdings entartet auch der

---

1 Nach J. Müller, Handb. d. Physiol. II. S. 53 hat Humboldt solche Versuche angestellt, die ich aber in dem bekannten Buche „Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser" nicht auffinden konnte; der sehr ähnliche Versuch daselbst, I. S. 236, hat eine ganz andere Bedeutung.

Muskel selbst, weil er die Abtrennung von den Centralorganen nicht auf die Dauer ertragen kann (Näheres über diese Verhältnisse s. im 5. Capitel). Um den geforderten Beweis zu erbringen, müssen also die Muskeln in dem Zeitraum zwischen Verlust der Nervenerregbarkeit und Eintritt der Muskelentartung untersucht werden. Um aber ersteren zu constatiren, genügt es natürlich nicht, sich von der Erfolglosigkeit der Reizung des Nervenstammes zu überzeugen; denn man kann einwenden, dass die intramusculären Nervenzweige noch erregbar seien. Die vielfachen Nervendurchschneidungsversuche von FONTANA[1], LEGALLOIS[2], MÜLLER & STICKER[3], H. NASSE[4], REID[5], STANNIUS[6], LONGET[7] u. A., welche zeigten, dass die directe Muskelerregbarkeit noch besteht, nachdem der durchschnittene Nerv seine Erregbarkeit verloren hat[8], sind daher nicht als streng beweisend zu betrachten. Erst BROWN-SÉQUARD[9], BIDDER[10] u. A. constatirten, dass die Erregbarkeit auch nach voller Degeneration der intramusculären Nervenzweige noch lange erhalten bleibt. Aber auch so kann der Zweifler die Frage erheben, ob nicht ein nervöses Endglied von der Degeneration verschont bleibt und dieses die Erregung des Muskels vermittelt.

Ein zweites Mittel, die intramusculären Nerven, wenn auch nicht absolut, unerregbar zu machen, besteht in der Application eines auf-

---

1 FONTANA, Beobachtungen und Versuche über die Natur der thierischen Körper. Uebers. v. HEBENSTREIT. S. 74. Leipzig 1785.

2 LEGALLOIS, Oeuvres p. 24. Paris 1830.

3 STICKER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1834. S. 202; s. auch J. MÜLLER, Handb. d. Physiologie II. S. 51. Coblenz 1837, und in der 4. Auflage I. S. 552. Coblenz 1844.

4 H. NASSE, Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie. Bonn 1835; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839. S. 405; vgl. auch ENGELHARDT, De vita musculorum. Bonn 1841.

5 REID, Brit. Assoc. Report 1840. II. p. 155; Edinb. monthl. journ. of med. sc. 1841. I. p. 320.

6 STANNIUS, Froriep's neue Not. XIX. S. 337. 1841; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847. S. 443, 1849. S. 588.

7 LONGET, Comptes rendus XII. p. 951, XIII. p. 137. 1841; Arch. gén. d. méd. I. p. 81. 1842; Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Uebers. von HEIN. I. S. 51. Leipzig 1847.

8 Dass in pathologischen Lähmungen und nach Nervendurchschneidungen die Muskeln noch erregbar sein können war schon viel früher bekannt, doch lag entweder die Lähmungsursache im Bereich der Centra selbst, oder es war Unerregbarkeit der Nervenstämme nicht ausdrücklich festgestellt; vgl. PROCHASKA, Opera minora. Ed. 1800. p. 84; FOWLER in MONRO & FOWLER, Abhandlung über thier. Electricität und ihren Einfluss auf das Nervensystem (Anonyme Uebersetzung) S. 134. Leipzig 1796; NYSTEN, Recherches de physiologie et de chimie pathol. p. 369, 377, 419. Paris 1811. Dass bei Hirnlähmungen die Nerven des gelähmten Körpertheils erregbar bleiben, constatirte ausdrücklich MARSHALL HALL, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839. S. 200.

9 BROWN-SÉQUARD, Bull. d. l. soc. philomat. 1847. p. 74, 83; Compt. rend. d. l. soc. d. biologie 1849. p. 195; Gaz. méd. d. Paris 1857. No. 42; Journ. d. l. physiol. II. p. 75. 1859; etc.

10 BIDDER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865. S. 67.

steigenden constanten Stromes auf den Nervenstamm (vgl. hierüber den 2. Band). ECKHARD[1] sah hierbei die directe Muskelerregbarkeit entschieden abnehmen und schloss daraus, dass sie durch den Nerven vermittelt sei. Mit Recht wandte PFLÜGER[2] hiergegen ein, dass, abgesehen davon, dass die erregbarkeitsmindernde Wirkung des Anelectrotonus sich möglicherweise auch auf die Muskelfaser erstreckt, die Schwächung der Muskelwirkung sich einfach aus dem Wegfall des indirecten Antheils der Muskelerregung erklären lässt (über dessen relative Grösse s. unten). Der Versuch hätte offenbar nur dann etwas bewiesen, wenn der Anelectrotonus die directe Erregbarkeit gänzlich aufgehoben hätte.

Das dritte und vollkommenste Mittel ist die Vergiftung[3] mit Curare. Von diesem südamerikanischen Pfeilgifte ist durch zahllose Untersuchungen, unter welchen die von BERNARD und KÖLLIKER obenan stehen[4], festgestellt, dass es in einem Stadium, wo der Nervenstamm in jeder Hinsicht ungestört functionirt, die Wirkung desselben auf den Muskel vollkommen aufhebt, während die directe Muskelerregbarkeit erhalten bleibt. Die schädigende Wirkung des Giftes muss sich also in erster Linie grade auf gewisse im Muskel liegende nervöse Apparate erstrecken, so dass der Fortbestand der directen Erregbarkeit als einer der sichersten Beweise für die directe Muskelerregbarkeit angesehen wird. Dass letztere durch Curare etwas vermindert erscheint, erklärt sich, wie die analoge Erscheinung bei anelectrotonischer Entnervung (s. oben), durch den Wegfall des relativ wirksameren indirecten Erregungsantheils; dass ferner die Zuckungen nach Curarisirung eine gewisse locale Beschränkung zeigen[5], ist begreiflich, da ja nur die direct vom Reiz getroffenen Muskelfasern (diese jedoch in ganzer Länge) sich contrahiren können; dass endlich gewisse Reizmittel, z. B. schwache Inductionsschläge, nicht mehr erregend wirken, beruht auf specifischen Eigenthümlichkeiten der directen Muskelerregbarkeit, deren Existenz grade hierdurch mit bewiesen wird (s. unten).

Indessen lassen alle auf Entnervung des Muskels beruhenden

---

1 ECKHARD, Beiträge z. Anat. u. Physiol. I. S. 46. 1855.

2 PFLÜGER, Med. Centralzeitung 1856. No. 57; Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 29. Berlin 1859.

3 Die Idee einer Entnervung durch Gifte ist zuerst von HARLESS gefasst worden, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847. S. 228, jedoch wandte er den hierzu ungeeigneten Aether an; vgl. auch Abhandl. d. bayr. Acad. V. S. 495. 1848.

4 In Betreff der Literatur der Curarewirkungen verweise ich auf mein Lehrb. d. exper. Toxicologie S. 299 ff. Berlin 1874.

5 Vgl. KÖLLIKER, Arch. f. pathol. Anat. X. S. 291. 1856; HABER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 98.

Beweise den in der That oft erhobenen Einwand zu, dass das entnervende Mittel gewisse nervöse Endapparate im Muskel intact gelassen habe. Wirklich weiss man weder sicher, wieweit die Degeneration nach Durchschneidung, noch wieweit die lähmende Wirkung des Electrotonus sich über die intramusculären Nervenenden erstreckt, und was das Curare betrifft, so hat KÜHNE gradezu gezeigt, dass die specifische Erregbarkeit des curarisirten Muskels vom Nervenhilus nach den Enden hin abnimmt, etwa wie im unvergifteten Muskel (s. unten), während bei anelectrotonischer Nervenlähmung die Erregbarkeit in der ganzen Länge des Muskels den gleichen niedrigen Grad hat wie an den Enden des normalen oder curarisirten Muskels, der Muskelfaser selber also eine solche Erregbarkeitsabstufung nicht zukommt. Die grössere Erregbarkeit der centraleren Partien des Curaremuskels kann also nur darauf beruhen, dass das Gift irgend einen Apparat von relativ grosser specifischer Erregbarkeit, also irgend ein nervöses Gebilde im Muskel unversehrt lässt; der Curareversuch würde demnach nicht absolut beweisend sein, grössere Beweiskraft würde hieraus für den Anelectrotonusversuch folgen.[1]

3. Die Verschiedenheit der Nerven- und der Muskelreize. Zuerst hat JOH. MÜLLER[2], später v. WITTICH und besonders KÜHNE den Umstand, dass manche chemische Muskelreize für den Nerven unwirksam sind, und umgekehrt (s. unten), als Beweismittel für die directe Muskelerregbarkeit zu verwenden gesucht. Indessen sind erstens eine Anzahl hierhergehöriger Thatsachen streitig[3], und zweitens der Einwand möglich, dass der Zutritt der chemischen Agentien zur Nervenfaser in den extra- und intramusculären Nerven ungleichen Bedingungen unterliege, die scheinbar specifischen Muskelreize also Nervenreize seien, welche aber in derber umhüllte Nervenfasern nicht schnell genug eindringen können. Einwurfsfreier als die Verschiedenheit der chemischen Reize ist die unten näher zu besprechende der electrischen, wenn nicht hier der grössere Umfang der Erregbarkeit auf Seite des Nerven läge, so dass es zwar electrische Nervenreize giebt, die auf den Muskel nicht wirken, aber nicht das Umgekehrte, was für einen wirksamen Beweis erforderlich wäre.

4. Die Erregbarkeit von Natur nervenfreier Muskel-

1 KÜHNE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 477; indess behauptete später SACHS, ebendaselbst 1874, S. 68, dass bei vollkommener Curarisirung die localen Erregbarkeitsunterschiede wegfallen.

2 J. MÜLLER, erwähnt bei STICKER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1834. S. 214; vgl. auch WILSON PHILIP, Philos. Transact. 1833. (MÜLLER's Jahresb. 1834. S. 133.)

3 Nachtr. Anm. Eine wichtige neuere Arbeit von HERING wird mir erst während der Correctur bekannt; s. unten S. 106.

abschnitte. KÜHNE[1] fand die beiden Enden des Sartorius beim Frosche in einer Ausdehnung von etwa 1/8 der Länge völlig frei von Nervenfasern und sieht in der Erregbarkeit derselben durch local streng beschränkte (chemische, mechanische) Reize mit Recht einen schlagenden Beweis für die directe Muskelerregbarkeit. HOLMGREN[2] bestätigte die gleiche Beobachtung und KRAUSE[3] machte sie auch am vordern Ende des Retractor bulbi der Katze. Das Einzige, was diesem Beweise vorgeworfen werden kann, ist, dass er auf einem negativen anatomischen Befunde beruht; indess ist das Object leicht sicher zu übersehen. Wer ferner der GERLACH'schen Anschauung von der Ausbreitung der Nervenreizung über die ganze Muskelfaser beitritt, kann überhaupt die Frage einer directen Muskelerregbarkeit nicht stellen, da nach dieser Ansicht die Muskelfaser eben gleichzeitig Nervenfaser wäre.

5. **Die idiomusculäre Contraction und die Fortpflanzung der Contractionswelle.** Den allersichersten, ja strenggenommen den einzigen absolut unanfechtbaren Beweis für die directe Muskelerregbarkeit liefert die oben besprochene idiomusculäre Contraction. Denn eine Contraction, welche sich so genau auf die Reizstelle beschränkt, dass die mit dem Griffel auf den Muskel geschriebenen Figuren als Wülste stehen bleiben, kann unmöglich auf etwas anderes als directe Reizung zurückgeführt werden. Schon SCHIFF hat dies vollkommen erkannt, aber freilich den Muskel an sich nur dieser einzigen local beschränkten Contraction für fähig gehalten, während er die gewöhnliche, allgemeine Zuckung durchaus von einer Vermittlung des Nerven abhängig machte und deshalb als „neuromusculäre Contraction“ der „idiomusculären“ gegenüberstellte.[4] KÜHNE's Verdienst ist es, diesen Irrthum berichtigt zu haben[5], indem er zeigte, dass die letztere nur einen abnormen Beharrungszustand der Verkürzung darstellt. Auch fand er bei diesem Anlass, und zwar durch Versuche am nervenfreien Sartoriusende, dass weder SCHIFF's Meinung richtig war, dass die Muskelsubstanz selbst nur für mechanische und chemische, nicht aber für electrische Reize erregbar sei, noch die umgekehrte von WUNDT[6], welcher nur electrische Reize als für den Muskel wirksam betrachtete.

1 KÜHNE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 564.
2 HOLMGREN, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864. No. 12.
3 KRAUSE, Ztschr. f. rat. Med. (3) XVIII. S. 136. 1863.
4 SCHIFF, Lehrb. d. Muskel- und Nervenphysiologie S. 21, 44. Lahr 1858—59; Molesch. Unters. V. S. 181. 1858.
5 KÜHNE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 418, 604.
6 WUNDT, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 166. Braunschweig 1858.

Schon vor der Verwerthung der idiomusculären Contraction hatte HARLESS[1] einen ebenso strengen Beweis für die directe Muskelerregbarkeit in der Art erkannt, wie die Contractionswellen sich im Muskel fortpflanzen; wie er vollkommen scharf entwickelt, folgen dieselben nicht den Nerven-, sondern den Muskelfasern, was nur durch directe Irritabilität erklärt werden kann.

## II. Die erregenden und erregbarkeitsändernden äusseren Einwirkungen auf den Muskel.

Die Erregbarkeit des Muskels unterliegt nicht bloss beständigen, von physiologischen Umständen abhängigen Schwankungen, sondern ist auch namentlich von äusseren Einwirkungen aller Art in hohem Grade abhängig. Da nun auch die Muskelreize, wie schon bemerkt, grösstentheils in äusseren Einwirkungen bestehen, so scheint es unnatürlich, die erregenden und die erregbarkeitsändernden Einflüsse der letzteren von einander zu trennen, ganz abgesehen davon, dass vielleicht ein tieferer Zusammenhang zwischen beiden Arten von Wirkungen besteht. Wir werden daher im Folgenden alle Arten äusserer Einwirkungen auf den Muskel nach beiden Richtungen zusammen untersuchen.

### 1. *Electrische Einwirkungen.*

Ein grosser Theil der Lehre von den erregenden und erregbarkeitsändernden Wirkungen der Electricität wird besser in der allgemeinen Nervenphysiologie (Band II.) abgehandelt. An dieser Stelle sollen hauptsächlich solche Puncte erörtert werden, in welchen der Muskel vom Nerven abweicht.

#### A) Rein physicalische Wirkungen des Stroms.

Galvanischer Leitungswiderstand des Muskels. Den Leitungswiderstand der Muskeln haben, nachdem vorher nur im Allgemeinen der Widerstand der thierischen Theile, insbesondere des menschlichen Körpers gemessen war[2], zuerst MATTEUCCI[3], ECKHARD[4] und unter DU BOIS-REYMOND's Leitung J. RANKE[5] zu bestimmen ver-

1 HARLESS, Gelehrte Anzeigen, herausg. v. d. bayr. Acad. XXXVII. S. 254. 1853.
2 Die ältere Literatur dieses Gegenstands s. bei DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen über thierische Electricität II. 1. S. 75, 2. S. 189.
3 MATTEUCCI, Traité des phénomènes électro-physiologiques p. 49. Paris 1844.
4 ECKHARD, Beitr. z. Anat. u. Physiol. I. S. 55. 1855.
5 J. RANKE, Der galvanische Leitungswiderstand des lebenden Muskels. Ansbach 1862; Tetanus S. 11. Leipzig 1865.

sucht. MATTEUCCI giebt an, dass der specifische Widerstand der Muskeln 1/4 von dem der Nerven sei, ECKHARD findet das genannte Verhältniss wie 1 : 1,9—2,4 (und Sehne, Knorpel u. s. w. von ähnlichem Widerstand wie Nerv), RANKE endlich, der die WHEATSTONE-sche Methode anwandte [1], fand den Widerstand der Kaninchenmuskeln 3 Millionen mal so gross wie den des Quecksilbers und 115 Millionen im Vergleich mit Kupfer; mit dem Nerven hat nach ihm der lebende Muskel gleichen Widerstand (ECKHARD's Versuche betrafen todte Muskeln). DU BOIS-REYMOND hatte ferner gefunden, dass der Widerstand des lebenden Muskels sich durch Tetanus[2], ferner durch Kochen[3] vermindert, und RANKE fand eine Verminderung auf die Hälfte auch beim todtenstarren Muskel (so dass dieser nun die übrigen feuchten Gewebe an Leitungsvermögen übertrifft). RANKE schreibt diese Verbesserung des Leitungsvermögens dem Auftreten gut leitender Zersetzungsproducte, besonders der Säure, zu.

Später verglich ich den Widerstand des Muskels in der Längs- und Querrichtung[4] und fand denselben ungemein verschieden; der Querwiderstand zeigte sich 4,4—9,2 mal so gross als der Längswiderstand; da ersterer viel constanter war als letzterer, so ist anzunehmen, dass bei der Längsdurchströmung sich in Folge ungenügender Ausspannung der Fasern stets etwas Querwiderstand beimischt, der wahre Werth des Längswiderstands also kleiner ist als selbst im günstigsten Versuch; das Verhältniss beider ist also mindestens 9,2. Im Vergleich mit Quecksilber ergab sich aus den Mittelwerthen der Längswiderstand etwa 2 1/3 Millionen, der Querwiderstand über 15 Millionen, jedoch haben diese absoluten Zahlen wegen starker Multiplication der Fehler nur geringe Genauigkeit.

In todtenstarren Muskeln ist der Unterschied zwischen Längs- und Querwiderstand nahezu verschwunden, d. h. letzterer auf den niedrigen Werth des ersteren gesunken. Da der Längswiderstand durch die Starre sich nicht merklich ändert, so ist es unzweifelhaft, dass das RANKE'sche Resultat nur daher rührt, dass von ihm Längs- und Querwiderstand promiscue untersucht wurden, da der Unterschied beider damals noch unbekannt war. Auch die DU BOIS'sche Angabe bezüglich der Widerstandsabnahme im Tetanus bedarf weiterer Prüfung, da eine analoge Erscheinung beim Nerven aus dem Auftreten

---

1 ECKHARD hatte die Intensitäten verglichen bei Einschaltung des thierischen Theils und eines gleich geformten Leimkörpers. Ueber Methoden vgl. Cap. 8.

2 DU BOIS-REYMOND, a. a. O. II. 1. S. 74. 1849.

3 DU BOIS-REYMOND, nach mündlicher Mittheilung an RANKE, a. a. O.

4 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 223. 1871.

electromotorischer Kräfte bei der Erregung sich erklärt hat (vgl. Cap. 4 in Band II.).

RANKE stopfte das Muskelfleisch in ein Glasrohr, so dass es einen Cylinder von bekannten Dimensionen bildete. Ich füllte den Zwischenraum zwischen zwei quadratischen, durch Glasklötzchen in bestimmter Distanz gehaltenen Glasplatten mit parallel gelegten Frosch-Sartorien aus und brachte das Muskelquadrat abwechselnd längs und quer zwischen die Bäusche. Ausserdem wurden vielfach Widerstandsmessungen an einzelnen ausgespannten Muskeln angestellt.

Die Ursache des grösseren Widerstands in der Querrichtung fand ich in einer inneren Polarisation an der Grenze heterogener Gewebsbestandtheile, welche in der Querrichtung, aber nicht in der Längsrichtung auf einander folgen. Die Existenz einer Polarisation an der Grenze ungleichartiger Electrolyte ist zuerst von DU BOIS-REYMOND[1] festgestellt worden, ebenso bestätigte dieser das von PELTIER entdeckte allgemeine Vorkommen innerer Polarisationen in thierischen Geweben.[2] Den Beweis, dass der grössere Querwiderstand auf dem genannten Umstande beruht, fand ich in folgenden Thatsachen: 1) durchströmte Muskeln zeigen nach der Oeffnung einen dem Strome entgegengesetzten inneren Polarisationsbestand, der bei Querdurchströmung viel grösser ist als bei Längsdurchströmung[3]; 2) der Querwiderstand erscheint von einer gewissen Stromstärke an um so kleiner, je stärker der Strom, ein Beweis, dass eine Gegenkraft zu Grunde liegt, welche einen gewissen Maximalwerth nicht überschreiten kann; 3) der Querwiderstand nimmt während der Durchströmung zu. Das Schwinden des Unterschiedes mit dem Absterben lehrt ferner, dass die Polarisation an den Lebenszustand gebunden ist, die eine der beiden in der Querrichtung mit einander abwechselnden Substanzen also, an deren Grenze die Polarisation stattfindet, der lebende Faserinhalt ist, so dass man als die andere die indifferente Hüllensubstanz zu betrachten hat. Von anderen gefaserten Geweben zeigt nur der Nerv ein analoges Verhalten (s. Band II.); die Sehne verhält sich

---

1 DU BOIS-REYMOND, Monatsber. d. Acad. zu Berlin 1856. S. 395. (Ges. Abh. I. S. 1.)

2 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen über thierische Electricität I. S. 376. 1848; II. 2. S. 377. 1859; DU BOIS-REYMOND nennt die auf Polarisation beruhenden und überhaupt alle in Folge von Durchströmung auftretenden electromotorischen Wirkungen „secundäre electromotorische Wirkungen". Vgl. auch MATTEUCCI, Compt. rend. L. p. 412. 1860; LII. p. 231. 1861.

3 Diese Vergleichung geschah in der Weise, dass zwei hinter einander angeordnete Muskelpräparate von gleichen Dimensionen, das eine longitudinal, das andere transversal, in schneller Abwechselung durchströmt und mit der Boussole verbunden wurden; der Commutator schaltete sie aber gleichzeitig so um, dass die Polarisationskräfte an der Boussole gegen einander wirkten und so verglichen werden konnten; vgl. HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. V. 240, 272; Taf. V. Fig. 1, 2.

wie der starre Muskel. Die Versuche lehrten ferner, dass diese Grenzpolarisation bei der Schliessung des Stromes augenblicklich vorhanden ist und nach der Oeffnung grösstentheils sehr schnell schwindet, so dass die Widerstandsmessung mit Wechselströmen nur unbedeutend kleinere Werthe ergiebt als mit constanten. Die besprochene Grenzpolarisation hat unzweifelhaft grosse physiologische Bedeutung (vgl. Cap. 8 und 9).

Secundärer Widerstand, Porret'sches Phänomen am Muskel. Als „secundären Widerstand" bezeichnet du Bois-Reymond[1] einen in Folge der Durchströmung, besonders bei grosser Stromdichte an der Anode, sich entwickelnden besonderen Widerstand feuchter poröser Stoffe und Gewebe, der von innerer Polarisation unabhängig ist, und wenigstens an thierischen Geweben sich auf die Eintrittsstelle des Stromes beschränkt („äusserer" secundärer Widerstand), welche auch eine eigenthümliche Einschnürung (Würgung) erhält. Die Ursache des localen Widerstandes und der Würgung ist die Wasserverarmung an der Anode in Folge der Fortführung zum negativen Pol; die äussere Zuleitungsflüssigkeit rückt dafür nach und kann, wenn sie besser leitet, auch umgekehrt zu einer Abnahme des Widerstandes führen.[2] An manchen pflanzlichen Geweben findet sich auch ein „innerer", d. h. auf die ganze durchströmte Masse vertheilter secundärer Widerstand, dessen Natur noch dunkel ist.

Als Folge der sog. „Electrotransfusion" („cataphorische Wirkung, Porret'sches Phänomen") betrachtete Kühne[3] ein von ihm beobachtetes der Schliessungszuckung folgendes Fluthen des Muskelinhalts von der Anode zur Cathode, welches allmählich nachlässt; bei der Oeffnung findet ein Fluthen zur Anode statt. du Bois-Reymond[4] trat dieser Auffassung entgegen, weil die Bewegung zu schnell ist, bald aufhört und nicht den ganzen Muskelinhalt gleichmässig ergreift, endlich nach Jürgensen[5] suspendirte Theilchen durch den Strom zur Anode und nicht zur Cathode befördert werden.[6] Vielmehr ist es wahrscheinlich, dass die Erscheinung, welche übrigens noch nicht vollkommen erklärt ist, mit der Erregung des Muskels zusammenhängt, welche, wie unten erörtert wird, bei der Schliessung an der Cathode, bei der Oeffnung an der Anode erfolgt.

---

1 du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1860. S. 816. (Ges. Abh. I. S. 80.)

2 Vgl. auch H. Munk, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 241.

3 Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 542.

4 du Bois-Reymond, a. a. O. S. 902. (Ges. Abh. I. S. 126.)

5 Jürgensen, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 673. Ich führe hier noch einige andere neuere Arbeiten an, die von den Bewegungen von Flüssigkeiten und festen Theilchen durch Ströme handeln: H. Munk, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 505; Engelmann, Arch. néerland. d. sc. exact. et nat. IX. p. 332. 1874; Weyl, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 712.

6 Das Jürgensen'sche Phänomen ist, wie A. Fick (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 136) und du Bois-Reymond (ebendaselbst, Anmerkung) sogleich erkannten, mit dem Porret'schen identisch, insofern das letztere in einer relativen Verlagerung zwischen Flüssigkeit und Scheidewand besteht, und das Jürgensen'sche Phänomen den Fall darstellt, wo die Scheidewand den beweglicheren Theil darstellt. Wie dies Phänomen am Muskel sich gestalten müsste, wird übrigens schwer zu sagen sein, da die Vertheilung der Aggregatzustände hier gänzlich streitig ist.

### B) Physiologische Wirkungen des Stroms.

Das allgemeine Gesetz der electrischen Erregung (vgl. Bd. II.), welches zwar den älteren Galvanikern schon ziemlich bekannt war, aber erst von DU BOIS-REYMOND[1], zunächst für den Nerven, scharf formulirt wurde, gilt im Allgemeinen auch für den Muskel. Derselbe beantwortet Stromesschwankungen, aber nicht constante Durchströmung, mit Contraction.

#### 1) Wirkung geschlossener constanter Ströme.

a. Erregende Wirkungen. Eine dem eben erwähnten Gesetze anscheinend nicht conforme Verkürzung durch constante Durchströmung beobachtete WUNDT[2] an ganz frischen Muskeln, freilich häufig nur eine Verkürzung von microscopischem Betrage; die Angaben der ersten Mittheilung liegen sämmtlich weit unter 1 mm., häufig nur $^1/_{50}$—$^1/_{20}$ mm.; nach der späteren Mittheilung, welche hinzusetzt, dass die Erscheinung bei aufsteigender Durchströmung des Muskels viel stärker ist als absteigender (dies kann doch wohl nur auf Betheiligung des Nerven beruhen), kommen bei stärkeren Strömen viel bedeutendere Werthe vor. Die Verkürzung stellt sich nach der Schliessungszuckung ein und bleibt während des Schlusses längere Zeit bestehen, schwindet aber allmählich. Wird vor ihrer Ausgleichung geöffnet, so tritt nach der Oeffnungszuckung eine Verlängerung ein, die man rein für sich beobachten kann, wenn die Oeffnungszuckung ausbleibt. Diese Verlängerung lehrt zugleich, dass die Verkürzung nicht etwa als Verkürzungsrückstand (s. oben S. 35) zu betrachten ist; auch bleibt sie bei Durchströmung des Nerven aus. In Fig. 26 (Copie nach WUNDT) ist die Wirkung eines Stroms von 3 Daniells auf den Gastrocnemius dargestellt, *A* bei absteigendem, *B* bei aufsteigendem Strom. In der späteren Literatur ist diese WUNDT'sche Angabe wenig weiter verfolgt worden. v. BEZOLD[3] berührt sie kurz und betrachtet sie als eine tetanische Verlängerung

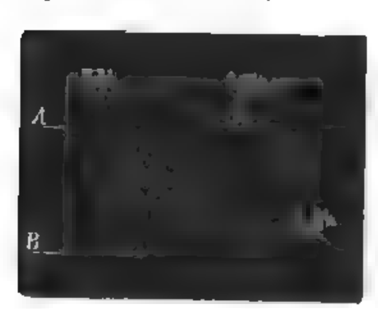


Fig. 26. Wirkung des constanten Stroms auf Muskeln, nach WUNDT. *A* bei absteigender, *B* bei aufsteigender Richtung.

[1] DU BOIS-REYMOND, Unters. über thier. Electr. I. S. 258. Berlin 1848.

[2] WUNDT, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 122. Braunschweig 1858; ferner Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 549.

[3] v. BEZOLD, Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln S. 207. Leipzig 1861.

der Schliessungszuckung (s. unten); jedoch ist dann unerklärt, warum die Oeffnungszuckung nicht gleiche dauernde Verkürzung nach sich zieht.[1] Ueberhaupt macht WUNDT's Darstellung nicht den Eindruck, als handle es sich um eine nur in den Anfang der Durchströmungszeit fallende Wirkung, sondern als sei die scheinbare Vergänglichkeit derselben nur durch die beständige Nachdehnungsverlängerung des Muskels bewirkt. Freilich ist dann wieder unverständlich, warum Oeffnung nur, so lange die Ruhelänge noch nicht wieder erreicht ist, Verlängerung macht. Ganz klar ist der Gegenstand weder bei WUNDT noch bei v. BEZOLD zu übersehen, er bedarf also weiterer Untersuchung; jedenfalls ist die Erscheinung, zumal bei ihrem geringen Betrage, nicht dazu angethan, eine wirkliche Ausnahme vom allgemeinen Erregungsgesetz zu statuiren. Eine der WUNDT'schen analoge Beobachtung machte FICK[2] am Muschelmuskel.

b. Erregbarkeitsändernde Wirkungen. Den für den Nerven gültigen bekannten Satz, dass ein constanter galvanischer Strom die Erregbarkeit in der Umgebung der Cathode erhöht, in der der Anode herabsetzt, hat v. BEZOLD[3] auch für den Muskel gültig gefunden, jedoch nur für die durchflossene Strecke selbst. Vor Allem zeigte sich in Versuchen, in welchen die erregenden Electroden zugleich den constanten Strom zuführten, in denen also, nach dem Vorgang ECKHARD's und PFLÜGER's am Nerven, die „totale" Erregbarkeit der durchflossenen Strecke geprüft wurde, dass letztere durch schwache Ströme erhöht, durch starke herabgesetzt wird, entsprechend der Verschiebung des Indifferenzpuncts mit der Stromstärke (vergl. Band II.). Die Stromstärke, bei welcher die Wirkung sich umkehrte, lag in dem Fall, wo polarisirender und erregender Strom entgegengesetzte Richtung hatten, also die Cathode des Reizstroms mit der Anode des polarisirenden zusammenfiel, etwas niedriger als im andern Falle. Ferner fand v. BEZOLD (a. a. O. S. 156), dass sowohl An- als Catelectrotonus (intrapolar) die Leitungsgeschwindigkeit der Muskelerregung herabsetzen und bei starken Strömen ganz aufheben, eine Veränderung, die nach der Oeffnung allmählich vergeht (a. a. O. S. 184). Die Beschränkung der electrotonischen Veränderungen auf die intrapolare Strecke bringt

1 MEISSNER (Jahresber. pr. 1858. S. 482—483) giebt an, dass dies nach längerem Schlusse der Fall sei; dann wäre allerdings eine völlige Analogie mit dem Schliessungs- und Oeffnungstetanus des Nerven hergestellt; jedoch kann ich eine solche Angabe bei WUNDT nicht finden, sondern glaube seine Auffassung im Texte treu wiedergegeben zu haben.

2 FICK, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig 1863.

3 v. BEZOLD, Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln S. 211. Leipzig 1861.

er mit der Angabe DU BOIS-REYMOND's in Zusammenhang, dass der Muskel auch keine electrotonischen Ströme in den extrapolaren Strecken besitzt (vgl. hierüber Cap. 8). Auf den zeitlichen Verlauf der Zuckung ist der Electrotonus ohne Einfluss. Alle Versuche sind auch an entnervten Muskeln und an den nervenfreien Sartoriusenden angestellt.

Sehr analoge Beobachtungen machte ENGELMANN[1] am Ureter; auch hier beschränken sich die Veränderungen auf die durchflossene Strecke. ENGELMANN fand aber das Leitungsvermögen im Catelectrotonus, sowohl was Geschwindigkeit als was Energie betrifft (vgl. oben S. 52 f.), nicht vermindert, sondern erhöht.

2) Wirkung von Schwankungen constanter Ströme.

Schliessungen und Oeffnungen constanter Ströme bewirken im Allgemeinen Zuckungen des durchflossenen Muskels, auch wenn derselbe curarisirt, Mitreizung der Nerven also ausgeschlossen ist. Vom Einfluss des Durchströmungswinkels wird weiter unten gehandelt werden; fast alle Versuche sind mit Längsdurchströmung angestellt worden. Ein Unterschied zwischen dem Verhalten aufsteigender und absteigender Ströme, etwa entsprechend dem Zuckungsgesetz des Nerven, ist, abgesehen davon, dass die Benennung auf- und absteigend bei vielen Muskeln ganz zweideutig wäre, aus naheliegenden Gründen beim Muskel nicht zu erwarten, und in der That von HEIDENHAIN, der speciell hierauf seine Aufmerksamkeit richtete[2], nicht gefunden worden.

Die Ursache des Zuckungsgesetzes der Nerven liegt (s. d. 2. Band) in dem von PFLÜGER und CHAUVEAU entdeckten Gesetze, dass der Nerv bei der Schliessung an der Anode, bei der Oeffnung an der Cathode erregt wird. Findet ein ähnliches Gesetz auch am Muskel statt, so wird trotzdem sowohl bei Schliessung als bei Oeffnung der ganze Muskel zucken, weil die Erregung sich schnell über die ganze Faserlänge fortpflanzt. Man wird also ein solches Gesetz nur entweder bei gestörter Fortpflanzung oder durch Zuhülfenahme besonderer Kunstgriffe feststellen können.

Eine Beobachtung ersterer Art ist zuerst von VULPIAN[3] und dann von SCHIFF[4] gemacht worden, ohne dass indess damals ihre Bedeu-

1 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 247. 1870.
2 HEIDENHAIN, Arch. f. physiol. Heilk. 1857. S. 464.
3 VULPIAN, Gaz. méd. d. Paris 1857. p. 618; Compt. rend. et mém. d. l. soc. d. biologie (2) IV. 1857; vgl. auch Journ. d. l. physiol. I. p. 569. 1858.
4 SCHIFF, Molesch. Unters. V. S. 187. 1858; Lehrb. d. Muskel- und Nervenphysiologie S. 44. Lahr 1858—59.

tung hätte erkannt werden können. Beide sahen nämlich im absterbenden Muskel bei der Schliessung constanter Ströme an der Cathode eine anhaltende wulstförmige Contraction auftreten [1], welche SCHIFF als Wirkung des hier electrolytisch ausgeschiedenen Alkalis betrachtete. Auch KÜHNE [2], der die Erscheinung sah, erkannte ihre Bedeutung für das Zuckungsgesetz nicht. CHAUVEAU [3] beobachtete auch an den Muskeln lebender Warmblüter, dass schwache Inductionsströme und Flaschenentladungsströme vorzugsweise in der Cathodengegend erregen, und in diesen Versuchen war im Grunde schon die electrolytische Deutung, wenigstens in der Form der Alkalireizung, ausgeschlossen, da der Strom hintereinander durch eine Reihe sich berührender Muskeln geleitet wurde, und jeder an seiner Cathode zuckte.

Erst v. BEZOLD [4] aber bewies, dass in der That das PFLÜGER'sche Erregungsgesetz auch für den Muskel gültig ist, d. h. die Schliessungszuckung von der Cathode, die Oeffnungszuckung von der Anode ausgeht. Die einfachste Versuchsform ist im Wesentlichen die SCHIFF'sche, nämlich Durchströmung eines stark ermüdeten oder absterbenden Muskels. Ich pflege dem mässig ausgespannten Muskel zwei quere feuchte Fadenumschlingungen als Electroden anzulegen, man sieht dann deutlich bei der Schliessung nur an der Cathode, bei der Oeffnung an der Anode eine wulstförmige Contraction entstehen und den ganzen Muskel sich nach der betreffenden Electrode verziehen.[5] Wird der Muskel in der Mitte ohne Quetschung fixirt und seine beiden Enden mit Fahnenzügen versehen, so sieht man bei Schliessung und Oeffnung nur je eine Hälfte sich (schwach) verkürzen. Am frischen Muskel bewies v. BEZOLD das Gesetz durch zeitmessende Versuche, indem er, wie schon oben S. 53 angedeutet, durch sanfte Fixirung des Muskels in einem Querschnitt nur eine Abtheilung desselben am Myographion schreiben liess, während die andere (oder auch der ganze Muskel) vom Strome durchflossen war; das Latenzstadium erscheint dann um so länger, je entfernter von der schreibenden Abtheilung die Cathode (bei der Schliessung) resp. Anode (bei der Oeffnung) ist, wobei noch gewisse

---

1 VULPIAN, der an vergifteten, sterbenden Fröschen mit einer PULVERMACHER'schen Kette experimentirte, brachte nur den einen Pol am Muskel selbst an, und zwar zwischen zwei Marken, deren Abstand er beobachtete.

2 KÜHNE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 632.

3 CHAUVEAU, Journ. d. l. physiol. II. p. 490, 553. 1859; III. p. 52. 1860.

4 v. BEZOLD, Untersuchungen über die electrische Erregung etc. S. 235. Leipzig 1861.

5 Diese Versuchsform beschreibt u. A. ROMANES, Proceed. Roy. Soc. XXV. p. 8; Journ. of anat. and physiol. X. p. 707. 1876.

Wirkungen des constanten Stromes auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung zu berücksichtigen sind (s. oben S. 91).

AEBY[1] konnte mit seinem oben S. 52 erwähnten Apparate keinen Zeitunterschied zwischen der Verdickung zweier Querschnitte des Muskels constatiren, wenn der Muskel in ganzer Länge durchströmt war; die Ursache dieser Abweichung vom BEZOLD'schen Gesetz ist noch nicht aufgeklärt. AEBY bestreitet die Gültigkeit des letzteren und giebt nur zu, dass die Erregungen an den betreffenden Electroden stärker, nicht dass sie früher auftreten; auch das Intensitätsverhältniss aber kehre sich beim Absterben um.[2] ENGELMANN[3] hat später noch weitere Versuchsformen für das BEZOLD'sche Gesetz angegeben. Sehr einfach ist besonders folgende: Den Kanten eines vertical aufgehängten Sartorius werden beide Electroden in der Nähe des oberen Endes angelegt. Bei der Schliessung verzieht sich dann der Muskel nach der Seite der Cathode, bei der Oeffnung nach der der Anode; ist der Muskel in der Mitte beinkleidartig gespalten, so zuckt überhaupt nur je die eine Hälfte. Die Erklärung ist einfach: jede Faser muss (aus Gründen, die bei der Nervenerregung im 2. Bande erörtert werden) für sich als Individuum betrachtet werden, welches eine Eintritts- und eine Austrittsstelle hat.[4] Die Dichte des Stromes ist an den Electroden selbst am grössten und an den denselben nahen Fasern jedenfalls auf der der Electrode zugewandten Seite grösser als an der andern; an den der Cathode nahen Fasern tritt also der Strom mit grösserer Dichte aus als ein, auf der Anodenseite umgekehrt; so müssen also die Fasern der Cathodenseite bei der Schliessung, die der Anodenseite bei der Oeffnung stärker, oder bei schwachen Strömen ausschliesslich, zucken. Später fand ENGELMANN[5] im Ureter des Kaninchens ein ausgezeichnetes Object, um ohne alle künstlichen Hülfsmittel zu zeigen, dass bei der Schliessung von der Cathode, bei der Oeffnung von der Anode eine peristaltisch fortschreitende Contractionswelle ausgeht.

Statt der Zuckungen bei Schliessung und Oeffnung bemerkt man bei directer Reizung so gut wie bei indirecter (vgl. Band II.) zuweilen tetanische Contraction. Ja v. BEZOLD hat sogar die Ansicht ausgesprochen, dass wenigstens die Erregung an der Cathode während der ganzen Schlussdauer anhalte und nur durch die electrotonische Leitungsschädigung in ihrer beständigen Wirkung beeinträchtigt werde. Diese letztere Theorie ist um so zweifelhafter, als wenigstens der Catelectrotonus höchst wahrscheinlich nicht mit Leitungsschädigung verbunden ist (vgl. S. 92), also mindestens auf der Cathodenseite stets Tetanus vorhanden sein müsste.

---

1 AEBY, Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit etc. S. 58. Braunschweig 1862; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 688.

2 In letzterer Beziehung vgl. auch die Angaben über das Verhalten gelähmter menschlicher Muskeln, unten im 5. Capitel.

3 ENGELMANN, Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturw. III. S. 445. 1867; IV. S. 295. 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 316. 1870.

4 Gegen diese Betrachtungsweise hat neuerdings BRÜCKE aus nicht recht ersichtlichen Gründen Einsprache erhoben, und den BEZOLD'schen Satz verworfen, weil Muskeln auch zucken, wenn ihnen die metallischen Electroden nicht direct angelegt sind; Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXX. S. 144. 1874.

5 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 247. 1870.

Die Natur des Schliessungs- und Oeffnungstetanus wird besser im II. Bande erörtert. Ebendaselbst wird auch eine andere v. BEZOLD'sche Theorie besprochen werden, welche die von ihm beobachtete auffallende Länge des Latenzstadiums bei directer Reizung mit Kettenströmen erklären soll.

Aus einer Vereinigung des electrotonischen Erregbarkeits- und des electrotonischen Erregungsgesetzes folgen gewisse Erscheinungen, welche in der Nervenphysiologie als VOLTA'sche Abwechselungen besprochen werden; sie bestehen im Wesentlichen darin, dass ein constanter Strom die Erregbarkeit für die Schliessung eines entgegengesetzt gerichteten und für die Oeffnung eines gleichgerichteten Stromes erhöht. Erscheinungen dieser Art sind auch am Muskel, zuerst von HEIDENHAIN [1], beobachtet worden, der sie allerdings anfangs in einem anderen Sinne auffasste. Er beobachtete, dass an fast unerregbaren Muskeln anhaltende constante Durchströmung die Erregbarkeit vorübergehend wiederherstellt; indess finden sich schon bei HEIDENHAIN Angaben, die es deutlich machen, dass es sich nur um eine Erhöhung der Erregbarkeit im Sinne der VOLTA'schen Abwechselungen handelt; ROSENTHAL [2] und WUNDT [3] haben später darauf hingewiesen.

### 3) Wirkung von Inductionsströmen.

Wegen der Steilheit ihres zeitlichen Verlaufs sind die inducirten Ströme sowohl für den Nerven als für den Muskel das wirksamste und deshalb das gebräuchlichste Reizmittel; bezüglich genauerer Angaben über ihre Eigenthümlichkeiten wird auf die Nervenphysiologie verwiesen. Aus daselbst zu erörternden Gründen wirkt ein Inductionsschlag, der eigentlich aus einem ansteigenden und einem absteigenden Theil, also einer Art Schliessung und Oeffnung zusammengesetzt ist, nur wie eine Schliessungserregung; dieser am Nerven vielfach erprobte Satz macht sich auch am Muskel in so fern geltend, als schwache Inductionsschläge namentlich bei beeinträchtigter Erregungsleitung im Muskel ausschliesslich an der Cathode erregend wirken (s. oben S. 93).

An pathologisch gelähmten Muskeln, besonders bei rheumatischen und Bleiparalysen, ist häufig eine gewisse Unwirksamkeit der Inductionsströme bei voller Wirksamkeit der Schwankungen constanter Ströme beobachtet worden [4], und diese Thatsache wurde der Aus-

---

1 HEIDENHAIN, Physiologische Studien S. 55. Berlin 1856.
2 ROSENTHAL, Ztschr. f. rat. Med. (3) IV. S. 132. 1858.
3 WUNDT, Arch. f. physiol. Heilk. 1858. S. 354.
4 Nach einer Angabe von ONIMUS ist ein Unterschied im Verhalten gelähmter Muskeln gegen Spannungs- und galvanische Electricität schon im vorigen Jahrhundert

gangspunct einer grossen Reihe von Untersuchungen. Schon vor der Herbeiziehung dieser pathologischen Erfahrungen hatte v. BEZOLD[1] auf die Bedeutung der Dauer des Stroms für seine erregende Wirkung im Allgemeinen hingewiesen und FICK[2], zunächst an dem träge reagirenden Muschelmuskel, dann aber auch an Froschmuskeln gefunden, dass die erregende Wirkung eines Kettenstroms ausbleibt oder bedeutend geschwächt wird resp. grössere Intensität erfordert, wenn die Schliessungsdauer äusserst klein (beim Frosch unter 0,001 Sec.) ist; kurze Schliessungen stellte er mittels eines Apparates her, der ein Metallplättchen sehr schnell über eine metallische Platte hinüberführte („Spiral-Rheotom"). E. NEUMANN[3] fand, im Anschluss an jene pathologischen Befunde, die Empfindlichkeit des Muskels gegen kurzdauernde Ströme, und, wie er ausserdem feststellte, gegen Inductionsströme, besonders im Ermüdungs- und im Absterbezustand vermindert, sowohl für directe als für indirecte Reizung. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die Unempfindlichkeit gegen Inductionsströme von der kurzen Dauer derselben herrührt. Aus der Theorie der Erregung ist der Einfluss der Stromdauer, wie FICK zuerst ausgeführt hat, gut erklärbar: da die Schliessungserregung in dem Uebergang in einen gewissen Zustand (Catelectrotonus) begründet ist, so kann sie nicht zu Stande kommen, wenn der Strom nur so kurze Zeit dauert, dass dieser Zustand sich überhaupt gar nicht oder unzureichend entwickelt; ebenso wird die Oeffnungserregung voraussetzen, dass der Anelectrotonus, auf dessen Schwinden sie beruht, zur Entwicklung Zeit gefunden hat. Einige hier noch in Betracht kommende Umstände werden im 2. Bande erörtert.

Von den folgenden zahlreichen Untersuchungen über diesen Gegenstand hat nur noch eine ein wesentlich neues Moment hinzugebracht. BRÜCKE[4] fand nämlich, dass ausser jenen pathologischen Zuständen und ausser Ermüdung und Absterben auch die Curarever-

---

von HALLÉ beobachtet worden. Von neueren Beobachtungen vgl. BAIERLACHER, Bayr. ärztl. Int.-Bl. 1859. No. 4; B. SCHULZ, Wiener med. Wochenschr. 1860. No. 27; M. MEYER, Die Electricität in ihrer Anwendung etc. 2. Aufl. S. 323. Berlin 1861; E. NEUMANN, Deutsche Klinik 1864. No. 7. Von hier ab häuften sich die Beobachtungen, von denen namentlich ERB, Deutsch. Arch. f. klin. Med. IV. S. 535, V. S. 42. 1868—69, eine gute Zusammenstellung giebt. (Ueber sonstiges Verhalten gelähmter Muskeln und Nerven s. unten, im 5. Capitel, und ferner im 3. Capitel der allg. Nervenphysiologie, Band II. dieses Handbuchs.)

1 v. BEZOLD, Untersuchungen etc. 1861, an vielen Stellen.

2 FICK, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig 1863; Untersuchungen über electrische Nervenreizung. Braunschweig 1864.

3 E. NEUMANN, Deutsche Klinik 1864. S. 65; Königsberger med. Jahrb. IV. S. 93. 1864; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864. S. 554.

4 BRÜCKE, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LVI. S. 594. 1867; LVIII. S. 125. 1868.

giftung die Empfindlichkeit des Muskels gegen kurzdauernde Ströme stark herabsetzt. Wird nur ein Schenkel vergiftet, so bedarf derselbe bei kurzdauernden Strömen eine 7—18 mal so grosse Stromintensität als der unvergiftete, während bei Schwankungen gewöhnlicher Ströme für beide die gleiche Intensität genügt. Hieraus folgt, dass die Muskelsubstanz an sich für kurzdauernde Ströme vergleichsweise viel schwerer erregbar ist als der Nerv, oder, mit Hinzunahme eines weiter unten zu erörternden Satzes, dass der Unterschied in der specifischen Erregbarkeit beider Gebilde (zu Gunsten des Nerven) für kurzdauernde Ströme ungemein viel grösser ist als für gewöhnliche. Nimmt man noch die obige Erklärung zu Hülfe, so lässt sich dieser Satz auch so ausdrücken, dass sich die Veränderungen durch den Strom, auf deren Eintritt oder Schwinden die Erregung beruht, im Muskel viel träger etabliren als im Nerven. Ermüdung, Absterben und pathologische Zustände müssen entweder den Nerven in gleicher Richtung verändern oder seine Mitwirkung nach Art des Curare aufheben; dass letztere Erklärung allein nicht für alle Fälle genügt, geht daraus hervor, dass die Unterschiede in der Wirkung momentaner und dauernder Ströme an den in genannter Weise veränderten Muskeln auch bei indirecter Reizung sich einstellen, letztere also für dauernde Ströme keineswegs erfolglos ist. Immerhin wird in pathologischen Fällen aus der Vergleichung der Wirkung beider Reizungsarten direct auf den Muskel ersehen werden können, ob die intramusculären Nerven noch in normaler Weise functioniren oder nicht.

Der Einfluss der Stromdauer auf die erregende Wirkung zeigt sich an glatten Muskeln noch leichter als an quergestreiften. Legros & Onimus [1] beobachteten, dass erstere und ebenso die quergestreiften Muskeln im Embryonal-Zustande durch Inductionsströme viel schwerer erregt werden als durch constante. Das Gleiche fand Engelmann (a. a. O.) am Ureter.

#### 4) Einfluss der intrapolaren Länge und des Durchströmungswinkels.

Es ist kaum zweifelhaft, dass bei der gewöhnlichen longitudinalen Durchströmung des Muskels die Distanz der Electroden sowohl auf die erregenden als auf die erregbarkeitsändernden Wirkungen Einfluss hat, und zwar nach Ausgleichung der durch die Verschiedenheiten des Widerstands bedingten Intensitätsunterschiede. Indessen ist dieser Einfluss bisher nur beim Nerven untersucht (s. Band II.).

In Bezug auf den Winkel zwischen Strom- und Faserrichtung

1 Legros & Onimus, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1869. p. 413, 489, 617; Onimus, ebendaselbst 1874. p. 621.

nahm man bis vor Kurzem stillschweigend an, dass wie beim Nerven die erregende Kraft beim Winkel Null ein Maximum, bei 90° ein Minimum sei. SACHS[1] gab indess an, dass die erregende Wirkung bei longitudinaler und querer Durchströmung gleich gross sei, sobald die intramusculären Nerven durch Curare eliminirt sind. Er setzte 4 im Quadrat stehende Nadeln so auf den Muskel, dass die eine Diagonale längs, die andere quer stand, und leitete die Inductionsströme abwechselnd beiden diagonalen Nadelpaaren zu. Das Resultat war um so auffallender, als, wie oben gezeigt worden (S. 87), der Leitungswiderstand beider Richtungen äusserst verschieden ist, was SACHS anscheinend ganz unbeachtet liess. TSCHIRJEW[2] fand zwar das Resultat von SACHS nach mehreren anderen Methoden nicht bestätigt (über die Methodik dieser Frage s. Band II.), indem die Quererregbarkeit, direct gemessen, nur 0,549 von der Längserregbarkeit ist; mit Berücksichtigung meiner Zahl über das Verhältniss der Widerstände findet er aber die erregende Wirkung in der Querrichtung in Wirklichkeit sogar etwa 3,7 mal grösser als in der Längsrichtung. Als Ursache giebt er an, dass die Angriffsflächen des Stromes für jede Faser (Cathoden- resp. Anodenfläche) bei querer Durchströmung grösser seien als bei longitudinaler. Die Herren ALBRECHT & MEYER sind mit ähnlichen Versuchen in meinem Laboratorium beschäftigt. Auch hier hat sich das höchst auffallende Resultat herausgestellt, dass ein curarisirter Muskel, welcher in einen parallelepipedischen Trog mit verdünnter Kochsalzlösung versenkt ist, der von parallelen Stromfäden durchzogen wird, bei viel geringeren Stromstärken zuckt, wenn die Stromfäden die Fasern quer, als wenn sie sie longitudinal treffen. Dies gilt sowohl für Ketten- wie für Inductionsströme. Zuweilen zeigt sich aber die grösste Erregbarkeit bei irgend einer schrägen Lage des Muskels. Der Gegenstand bedarf also dringend weiterer Aufklärung, zumal da beim Nerven, im Gegensatz zu TSCHIRJEW's Angabe, absolute Unerregbarkeit gegen quere Ströme auf das Sicherste constatirt wurde.

### 2. *Thermische Einwirkungen.*

Das Wärmeleitungsvermögen des Muskels ist nach Versuchen von ADAMKIEWICZ[3] = 0,0431, d. h. 1542 mal kleiner als das des Kupfers, 2 mal kleiner als das des Wassers, 13 mal grösser als das der Luft. Nach Ana-

1 SACHS, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 57.
2 TSCHIRJEW, ebendaselbst 1877. S. 489.
3 ADAMKIEWICZ, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 233. Die Bestimmung geschah

logie anderer gefaserter Gewebe ist indess höchst wahrscheinlich, dass das Wärmeleitungsvermögen in der Längs- und Querrichtung verschieden ist, was AD. nicht berücksichtigt hat.[1] Die specifische Wärme der Muskelsubstanz ergab sich dem gleichen Autor nach der Mischungsmethode = 0,7692; ROSENTHAL[2] fand sie neuerdings auf calorimetrischem Wege = 0,825.

Die Temperatur ist von grossem Einfluss auf den Muskel, und möglicherweise beruht ein Theil der Verschiedenheit des Warm- und Kaltblütermuskels einfach auf der Verschiedenheit der Temperatur. Hierfür spricht besonders, dass der Abfall der Erregbarkeit beim Absterben des Warmblütermuskels nach BERNARD's[3] Entdeckung bedeutend verlangsamt wird, wenn man das Thier durch irgendwelche Mittel vor dem Tode allmählich abkühlt, und so gleichsam künstlich kaltblütig macht. Nach ISRAEL (a. a. O.) eignet sich hierzu am besten die Durchschneidung des Halsmarks (BERNARD) oder die Berieselung des Bauchfells mit verdünnter Kochsalzlösung[4]; an Kaninchen, welche so in 6—10 Stunden auf 20° abgekühlt sind, erhält sich die directe Muskelerregbarkeit 6 – 8, die indirecte 3—3 1/2 Stunden nach dem Tode.

Die Erregbarkeit ausgeschnittener Kaltblütermuskeln erhält sich um so länger, je niedriger die Temperatur, wenn nur Gefrieren vermieden wird (gefroren gewesene Muskeln sind nach dem Aufthauen meist unerregbar[5]; Näheres hierüber im 6. Capitel). In der Nähe derjenigen Temperatur, welche Wärmestarre bewirkt, schwindet sie in kürzester Zeit. In ähnlichem Sinne wirkt auch die Temperatur in welcher das Thier vor dem Tode dauernd gehalten worden ist, auf die Dauer der postmortalen Erregbarkeit. Dagegen ist der Grad der Erregbarkeit umgekehrt um so höher, je höher, bis zu etwa 30 bis 33°, für den Froschmuskel die Temperatur. Das genauere Gesetz dieser Abhängigkeiten ist noch nicht ermittelt; man weiss nur, dass Wärme die Erregbarkeit steigert, aber um so vergänglicher macht. Oberhalb der angegebenen Grenze sinkt die Erregbarkeit und bei maximalem Reiz die Leistungsfähigkeit, wie SCHMULEWITSCH[6] gefunden hat, und schliesslich wird der Muskel unfähig, sich zu contrahiren, erlangt aber beim Wiederabkühlen seine Contractilität wie-

---

aus den in bestimmten Intervallen gemessenen Central- und Oberflächentemperaturen eines abkühlenden Muskelwürfels (Blechwürfel mit Fleisch gefüllt).

1 Vgl. hierüber VALENTIN, Ztschr. f. rat. Med. (3) XIV. S. 158. 1862.

2 ROSENTHAL, Monatsber. d. Berliner Acad. 1878. S. 306.

3 BERNARD, Leçons sur la physiologie et pathologie du système nerveux II. p. 12. Paris 1858; vgl. auch SCHIFF, Arch. d. physiol. norm. et pathol. II. p. 166. 1869; ISRAEL, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 443.

4 Vgl. WEGNER, Arch. f. klin. Chirurgie XX. S. 51. 1876.

5 Vgl. DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen über thier. Electr. II. 1. S. 181. 1849; die übrige Literatur im 6. Capitel.

6 SCHMULEWITSCH, Jahrb. d. Ges. d. Aerzte in Wien XV. S. 3. 1868.

der; die Temperatur, welche den Wendepunct für die Leistungsfähigkeit darstellt, wird durch Ermüdung immer niedriger, und die Wärme selbst befördert die Ermüdung. Ueber den Einfluss der Temperatur auf den zeitlichen Verlauf der Contraction s. oben S. 39.

In der Nähe der das Leben gefährdenden Grenzen der Temperatur kommen auch Erregungswirkungen vor. Beim Gefrieren des Muskels oder Anfrieren an eine kalte Fläche erfolgen Zuckungen[1], welche aber möglicherweise von mechanischen Reizen beim Gefrieren (Bildung von Eisnadeln) abgeleitet werden können.[2] Ebenso erfolgen häufig Zuckungen, wenn der Muskel plötzlich in eine warme, sonst indifferente Flüssigkeit geworfen wird, so dass also plötzliche Temperaturerhöhung als Reiz zu betrachten ist.[3] Endlich erfolgt die Wärmestarre, wenn der Muskel plötzlich der entsprechenden Temperatur ausgesetzt wird, häufig mit solcher Energie, dass die eintretende Verkürzung von einem Tetanus nicht zu unterscheiden ist.

Die Wärmestarre, von Pickford zuerst beobachtet, ist nach Kühne's Untersuchungen nur eine durch hohe Temperatur sehr beschleunigte gewöhnliche Todtenstarre (s. Cap. 6). Die zu ihrem sofortigen Eintritt nöthige Temperatur (etwas niedrigere Temperaturen brauchen nach dem Gesagten etwas längere Zeit, um die Erregbarkeit zu erschöpfen und somit Todtenstarre herbeizuführen) beträgt nach Kühne für den Froschmuskel 40, für den Säugethiermuskel 45 bis 46 Grad Celsius. Nach Schmulewitsch[4] erfordert die starrmachende Wirkung der Wärme um so mehr Zeit oder um so höhere Temperatur, je länger der Muskel schon ausgeschnitten ist. Das Wesen der Wärmestarre wird im 6. Capitel erörtert.

Hier schliessen sich am passendsten einige Thatsachen an, betr. den Einfluss der Temperatur auf die elastischen Eigenschaften und die Länge des Muskels. Schmulewitsch[5] beobachtete, dass lebende Froschmuskeln im Bereich zwischen 2 und 28° durch Erwärmen kürzer werden und durch Abkühlen sich wieder verlängern. Der todte Froschmuskel verlängert sich umgekehrt durch Erwärmen, wie fast alle anderen Körper (nur Kautschuk zeigt in dieser Beziehung ein abweichendes, ziemlich

---

1 Vgl. Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 189. 1871.

2 Bischoff, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1842. S. XCIII, giebt bei Gelegenheit eines Referats kurz an, dass Kälte, wie gewöhnlich in den glatten, so auch häufig in den quergestreiften Muskeln Contractionen hervorrufe; mir ist von solchen, abgesehen von den im Texte erwähnten, nichts bekannt.

3 [Nachtr. Anm.] Diese Angabe bedarf wegen der S. 106 im Nachtrag erwähnten Untersuchung der Revision. Sie beweist nur dann etwas wenn die Muskeln von künstlichen Querschnitten frei sind.

4 Schmulewitsch, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 81; Compt. rend. LXVIII. p. 936. 1869.

5 Schmulewitsch, a. a. O., und Centralbl. f. d. med. Wiss. 1870. S. 609.

complicirtes Verhalten, wie auch seine Dehnungsgesetze verwickelt sind[1]. SAMKOWY[2] bestätigte dies auch für Warmblütermuskeln. Da die genannte Eigenthümlichkeit nur dem lebenden Muskel zukommt, scheint es richtiger dieselbe einfach als eine physiologische Verkürzung durch Wärme (etwa vergleichbar der Verkürzung durch den constanten Strom) zu bezeichnen, und ihre Erklärung der Zukunft zu überlassen, als mit SCHMULEWITSCH eine Zunahme der Elasticität durch Wärme anzunehmen (vgl. die Bemerkung oben S. 11). Von den glatten Muskeln verhalten sich nach GRÜNHAGEN & SAMKOWY[3] die der Warmblüter wie die quergestreiften, die der Frösche umgekehrt. Schon lange vorher hatte HEINR. MÜLLER[4] beobachtet, dass die Aalpupille durch Wärme sich erweitert. Indess ist vielleicht hier die Wirkung der Temperatur auf eingelagerte nervöse Centra ein complicirendes Moment; um so wahrscheinlicher, als nach HEINR. MÜLLER die Wärme nur auf eine beschränkte Zone der Iris wirkt.

### *3. Mechanische Einwirkungen.*

Aus zahlreichen Erfahrungen beim Experimentiren mit Muskeln weiss man, dass gröbere mechanische Einwirkungen, besonders starke Dehnungen, die Erregbarkeit des Muskels bis zur Vernichtung schädigen. Wie weit der Muskel einen allseitig gleichmässigen hohen Druck vertragen würde, ist noch nicht untersucht. Jede mit einer gewissen Plötzlichkeit erfolgende mechanische Läsion, z. B. Schnitt, Quetschung (daher besonders Scheerenschnitt), Schlag bei resistenter Unterlage, plötzliche Dehnung, Zerrung, Reibung, wirkt zugleich erregend, und bewirkt Zuckung, wenn die Läsion nur einmal und rasch vorübergehend erfolgt, Tetanus bei anhaltenderem Verlauf oder rascher Wiederholung. Die vom mechanischen Reiz unmittelbar getroffene Stelle wird gewöhnlich zugleich getödtet (so dass zum methodischen Tetanisiren immer neue Stellen aufgesucht werden müssten); ferner bildet sich wegen der Heftigkeit der Reizung sehr häufig an der Reizstelle ein idiomusculärer Wulst (S. 46). Als Experimentirmittel hat die mechanische Reizung vor anderen directen Reizen den Vorzug strengerer Localisirbarkeit; ihr Nachtheil besteht in ihrer zerstörenden Wirkung.

ROOD[5] beobachtete eine unwillkürliche Muskelcontraction im Arm, wenn er die Hand in Schwingungen von der Frequenz 40—60 in der Secunde

1 Vgl. hierüber JOULE, Proceed. Roy. Soc. VIII. p. 355, 564; IX. p. 3, 254. 1857—58; SCHMULEWITSCH, Vjschr. d. naturf. Ges. in Zürich XI. S. 201. 1866; HORWATH, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 753.

2 SAMKOWY, Arch. f. d. ges. Physiol. IX. S. 399. 1874.

3 GRÜNHAGEN & SAMKOWY, a. a. O. und im gleichen Arch. X. S. 165. 1875.

4 H. MÜLLER, Würzb. naturw. Ztschr. II. S. 133. 1861; vgl. auch SCHUR, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXI. S. 373. 1867.

5 ROOD, Amer. journ. of scienc. N. S. XXIX. p. 449; Ann. d. Physik CXII. S. 159. 1861.

mit Elongation von 1/4 Zoll versetzte; zu diesen Versuchen diente der Apparat Fig. 27, dessen Axe *ax* mittels der Schnurrolle *b* schnell gedreht wurde und an dessen excentrischen Theil *rr*, der mit einer leicht drehbaren Messinghülse *t* versehen war und 1/8 Zoll von der Axe abstand, die Hand gelegt wurde. Bei der angegebenen Frequenz fühlt man erst Betäubung, dann umfasst die Hand krampfhaft die Scheide *t* und kann sie nicht loslassen. Es verdient nähere Prüfung, ob dieser Tetanus durch directe Erschütterung der Muskeln oder reflectorisch erzeugt wird.[1]

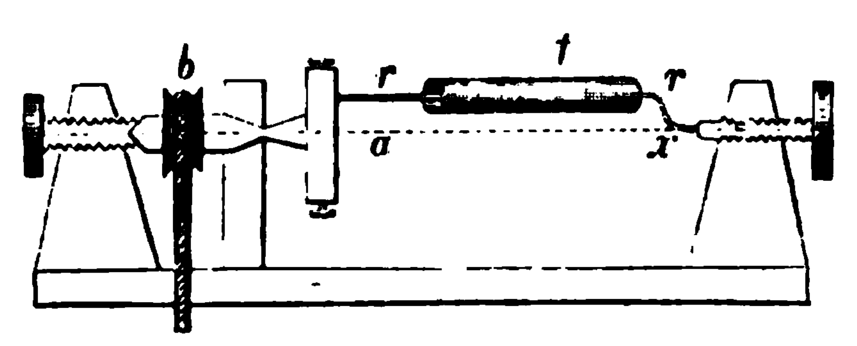


Fig. 27. Apparat von ROOD.

## 4. *Chemische Einwirkungen.*

Die Lebenseigenschaften des Muskels sind in ungemein hohem Grade an die Integrität seines chemischen Bestandes gebunden; seine Erregbarkeit wird daher durch die bei weitem meisten chemischen Einwirkungen vermindert und aufgehoben. Aber auch seine eigene chemische Thätigkeit zehrt beständig an seiner Zusammensetzung, und die Erhaltung der Integrität und somit der Erregbarkeit erfordert daher beständige chemische Processe, welche aber nicht hier, sondern bei der Chemie des Muskels besprochen werden. Die die Erregbarkeit schädigenden chemischen Einflüsse sehen wir wiederum, wenn sie genügend rasch eintreten, Erregung bewirken.

Fast alle Flüssigkeiten und Gase, welche künstlich mit dem Muskel in Berührung gebracht werden, sind ihm im genannten Sinne schädlich. Unschädlich sind zunächst diejenigen Flüssigkeiten, welche, weil sie mit den Gewebssäften nicht mischbar sind, keine chemische Einwirkung äussern können, z. B. reines Quecksilber und reine, säurefreie fette Oele.

### A) Destillirtes Wasser.

Schon destillirtes Wasser wirkt durchaus verderblich, ohne Zweifel weil es durch diffusorische Vorgänge die Zusammensetzung des Muskels ändert, und namentlich gewisse Eiweisskörper, die gegen endosmotische Veränderungen höchst empfindlich sind, aus ihren Verbindungen, welche ihre Löslichkeit bedingen, ausfällt. Muskeln werden in Wasser in kurzer Zeit unter starker Quellung[2] unerregbar,

1 In ähnlichen Versuchen von LALANNE, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1876. p. 449, wo nur rasch intermittirende Berührung einer Hautstelle stattfand, finde ich von motorischen Wirkungen nichts erwähnt.

2 Ueber die Mengenverhältnisse des imbibirten Wassers etc. vgl. ARNOLD, Die physiol. Anstalt d. Univ. Heidelberg S. 104. Heidelberg 1858.

weiss und trübe und nehmen die Eigenschaften todtenstarrer Muskeln an. Die Veränderung ist mit beständigen unregelmässigen Zuckungen verbunden, die besonders heftig auftreten, wenn man einem Thiere rasch destillirtes Wasser in die Gefässe einspritzt.[1] Durch Versuche an curarisirten Muskeln und durch die relative Unwirksamkeit des Wassers auf Nerven ist nachgewiesen, dass die Zuckungen auf directer Muskelreizung durch die Einwirkung des Wassers beruhen. Ob letztere als eine mehr physicalische (Quellung) oder mehr chemische zu bezeichnen sei, ist kaum viel mehr als ein Wortstreit.

Auch Vertrocknen des Muskels vernichtet dessen Erregbarkeit; Zuckungen werden hierbei gewöhnlich nicht beobachtet (während der vertrocknende Nerv heftige Zuckungen erregt), wohl weil in dem massigeren Gebilde die Wasserabgabe viel allmählicher erfolgt.

### B) Indifferente Lösungen.

Völlig indifferent müssen für den Muskel vor Allem diejenigen Flüssigkeiten sein, welche ihn beständig durchtränken und bespülen, also Blut[2], Lymphe, Serum. Der Eiweissgehalt dieser Flüssigkeiten scheint aber in dieser Beziehung eine relativ geringe Rolle zu spielen, vermuthlich weil es wesentlich auf die endosmotischen Beziehungen zum Muskel ankommt, an denen die Eiweisskörper kaum Antheil haben. Daher sind Zuckerlösungen von annähernd ähnlicher Concentration und, wie Kölliker[3] entdeckt hat, entsprechende Lösungen neutraler Alkalisalze, besonders Kochsalzlösung von 0,5—1 pCt., obwohl sie leichte Zuckungen hervorbringen, in dem Sinne indifferent, als Froschmuskeln mehrere Stunden darin erregbar bleiben. Ueberall also, wo man Muskeln mit Flüssigkeiten zu behandeln, zu durchspritzen u. dgl. hat, wendet man statt des destillirten Wassers eine Steinsalzlösung von der angegebenen Concentration an; man könnte

---

1 Vgl. hierüber Ed. Weber, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 10. 1846; G. Liebig, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 411; v. Wittich, Experimenta quaedam ad Halleri doctrinam de musculorum irritabilitate probandam instituta. Königsberg 1857; Arch. f. pathol. Anat. XIII. S. 421. 1858; Schiff, Lehrb. d. Muskel- und Nervenphysiol. S. 45, 100. Lahr 1858—59; Kölliker, Würzburger Verh. IX. S. XV. 1859; Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 220, 328; Boruttau, Königsberger med. Jahrb. III. S. 345. 1862. Die Beobachtung, dass sich Muskeln durch Wasserinjection in die Arterien contrahiren, findet sich übrigens schon bei Ridley, Bohn, Vieussens, u. A. (vgl. Haller, Elementa IV. p. 544).

2 Indessen wirkt Blut nach Kühne (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 346) von aussen aufgetragen erregend auf den Muskelquerschnitt, wie es auch nach Setschenow ein Reiz für die Nervencentra ist (Setschenow & Paschutin, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches S. 33. Berlin 1865). [Vgl. jedoch den Nachtrag S. 106.]

3 Kölliker fand die Indifferenz einer 0,5—1 procentigen Kochsalzlösung zuerst für Nerven; Würzburger Verhandl. VII. S. 145. 1857; vgl. auch Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 768.

diese viel gebrauchte Flüssigkeit füglich als „physiologisches Wasser“ bezeichnen.

O. Nasse[1] hat den günstigsten Concentrationsgrad der Chlornatriumlösung zu 0,6 pCt. gefunden; die folgende Tabelle, welche ich nach der Nasse'schen Arbeit entworfen habe, stellt einige Concentrationen so zusammen, dass die der gleichen Horizontalreihe gleich günstig, jeder folgenden weniger günstig sind. Die günstigste Concentration jedes Salzes ist mit einem * bezeichnet und je niedriger dieser Stern steht, um so ungünstiger ist das Salz an sich.

| Natriumsalze | | | | | | | | | Kaliumsalze | | | | Ammoniumsalze | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Chlorid. | Nitrat. | Bromid. | Sulphat. | Jodid. | Fluorid. | Acetat. | Carbonat. | Phosphat. | Chlorid. | Nitrat. | Bromid | Sulphat. | Chlorid. | Nitrat. | Bromid. | Sulphat. |
| 0,6* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 0,55 und 0,7 | — | — | — | — | — | — | — | 1,55* | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 0,5 " 0,75 | 1,0* | 1,2* | — | 1,75* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 0,4 " 0,9 | — | — | 1,4* | — | — | 0,95* | — | — | — | — | — | — | — | — | 0,4* | — |
| 0,3 " 1,25 | — | — | — | — | — | — | 0,45* | — | — | — | 0,35* | 0,25* | 0,35* | — | — | 0,25* |
| 0,2 " 1,5 | — | — | — | — | 0,15* | — | — | — | 0,7* | 0,7* | — | — | | 0,2* | — | — |
| 0,1 " 1,7 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 0,0 " 2,5 | — | 3,3 | 3,7 | 5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

Die günstigsten Concentrationen der Natriumsalze zeigten sich im Allgemeinen ihrem Moleculargewicht proportional, so dass in der günstigsten Lösung 100 grm. etwa 0,0116 Salzmolecüle enthalten ($H_2$ = 2 grm.). Traubenzuckerlösungen sind ungünstiger als Steinsalzlösungen, oder Gemische von beiden.

### C) Zerstörende und erregende Substanzen.

Die chemischen Muskelreize sind besonders von Kühne[2] untersucht worden, namentlich mit Rücksicht auf die Irritabilitätsfrage (s. oben S. 84). Indem er Substanzen fand, welche nur den Muskel, nicht den Nerven erregen, vermehrte er die Zahl der Beweise für die directe Muskelerregbarkeit. Einige streitige Puncte[3] erklären sich zum Theil aus Verschiedenheiten der Applicationsweise[4], zum Theil aus dem Umstande, dass manche Schrumpfungen durch chemische

1 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 114. 1869.

2 Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 213, 314; 1860. S. 315.

3 Vgl. Schelske (mit Wundt), Verh. d. naturh.-med. Ver. z. Heidelberg I. S. 245 1858; Funke, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1859. S. 257; Arch. f. d. ges. Physiol. IX. S. 417. 1874; Eulenburg, Allg. med. Centralztg. 1860. No. 66. — S. auch Band II.

4 Kühne hängt den Sartorius vertical auf und lässt seinen unteren Querschnitt in die Flüssigkeit eintauchen, die von unten genähert wird; wahre Reizung muss auch den nicht eingetauchten Theil zur Verkürzung bringen. Rosenthal stösst, um dies sichtbar zu machen, einen Glasfadenhebel mit Fahne durch den Muskel (vgl. du Bois-Reymond, Abhandl. d. Berliner Acad. 1862. Physic. Cl. S. 145; Ges. Abh. I. S. 211).

Agentien schwer von wahrer Contraction zu unterscheiden sind. Dass alle chemischen Reize die Erregbarkeit local stark beeinträchtigen und bei genügend langer Einwirkung vernichten, bedarf kaum der Erwähnung. Es giebt aber auch Substanzen, welche tödten ohne zu erregen.

Mineralsäuren reizen nach KÜHNE den Muskel schon bei äusserst geringen Concentrationen (1—5 p. mille für Salzsäure; um den Nerven zu reizen muss sie mindestens 11 pCt. stark sein). Ueberhaupt sind Säuren jeder Art für den Muskel tödtlich. Nur die allerschwächsten Säuren machen eine Ausnahme; Borsäure fand BRÜCKE [1] in 1,5 procentiger Lösung unschädlicher als Wasser; ähnlich verhält sich arsenige Säure. Nach NASSE (a. a. O.) giebt es auch von den starken Mineralsäuren äusserst verdünnte Lösungen, welche günstiger sind als destillirtes Wasser (0,02—0,03 pCt.). Kohlensäure fanden G. LIEBIG [2], J. RANKE [3] und ich [4] sowohl als Gas wie in wässriger Lösung für den Muskel tödtlich; nach meinen Versuchen wird derselbe von der Oberfläche her starr und sauer, aber nicht von Kohlensäure, denn er macht auf Lacmuspapier bleibende rothe Flecke; die Kohlensäure bewirkt also eine wahre Erstarrung. Organische Säuren wirken reizend und tödtend wie die unorganischen, bedürfen aber grösserer Concentration.

Von den Alkalien fand KÜHNE das Kali und Natron, zuweilen noch bis 1 p. mille herab, erregend und tödtend sowohl für Muskeln als für Nerven; Ammoniak bewirkt nach KÜHNE schon in den geringsten Spuren (als Gas) Zuckungen, sobald es direct mit dem Muskel in Berührung kommt, während es nach ECKHARD und KÜHNE den Nerven selbst bei höchster Concentration nicht erregt. FUNKE (a. a. O.) u. A. dagegen sehen auch indirecte Reizwirkungen. Gesättigtes Kalkwasser reizt nach KÜHNE ebenfalls nur den Muskel.

Neutrale Alkalisalze sind, wie schon oben bemerkt, bei gewissen niedrigen Concentrationen ziemlich unschädlich, aber doch nicht ganz ohne erregende Wirkungen; schon geringe Zunahme der Concentration macht die Reizwirkung sehr energisch, während beim Nerven höhere Concentrationen erforderlich sind. Die Kalisalze haben eine specifisch schädliche (giftige) Wirkung auf Muskeln [5], was jedoch

---

1 BRÜCKE, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LV. S. 622. 1867.

2 G. LIEBIG, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 406.

3 J. RANKE, ebendaselbst 1864. S. 320. Spätere Angaben von RANKE (Tetanus S. 374. Leipzig 1865) nennen dagegen die Wirkungen der Kohlensäure auf Muskeln schwach.

4 HERMANN, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln etc. S. 54. Berlin 1867.

5 Die Literatur hierzu s. in meinem Lehrb. d. exper. Toxicologie S. 178. Berlin 1874.

nach NASSE nicht verhindert, dass sehr verdünnte Lösungen derselben günstiger sind als destillirtes Wasser (s. oben). Heftige Muskelreize dagegen, von keiner oder nur schwacher Reizwirkung für den Nerven, sind eine Reihe von Schwermetallsalzen, z. B. Kupfersulphat, Eisenchlorid, beide Bleiacetate.[1] Die gallensauren Salze[2] reizen Muskel und Nerv, ersteren bis herab zu 2—1 pCt., letzteren erst von 6 pCt. an.

Von den neutralen organischen Substanzen fand KÜHNE Alkohol, Kreosot, concentrirtes Glycerin umgekehrt für den Muskel nicht erregend, obgleich sie Nervenreize sind. Die eigenthümlichen Veränderungen, welche gewisse Alkaloide, besonders Veratrin, im Muskel hervorbringen, sind schon oben S. 47 besprochen. Ueber die Tödtung durch Alkohol, Chloroform u. s. w. vergl. Cap. 6.

Nachtrag. Durch Privatmittheilung erfähre ich, dass HERING neuerdings gefunden hat, dass die Zuckungen beim Eintauchen des Querschnittsendes von Muskeln in gewisse Flüssigkeiten lediglich auf dem Leitungsvermögen der letzteren beruhen, durch welches plötzlich eine äussere Schliessung des Muskelstroms hergestellt wird, die den Muskel galvanisch zum Zucken bringt. Näheres im 8. Capitel.

### 5. *Einwirkung des Lichtes.*

Hier mag eine merkwürdige Beobachtung ihre Stelle finden, als deren Autor meist BROWN-SÉQUARD[3] genannt wird, obgleich schon lange vorher das Gleiche von FR. ARNOLD, REINHARDT, BUDGE, und unabhängig von BROWN-SÉQUARD auch von HEINR. MÜLLER gesehen wurde.[4] Die Iris von Amphibien und Fischen zieht sich im ausgeschnittenen Auge auf Licht (mit Ausschluss von Wärme) zusammen. Die Netzhaut kann entfernt, das Auge schon lange ausgeschnitten sein (beim Aal im Winter 16 Tage!). BROWN-SÉQUARD hält die Erscheinung für eine directe Muskelreizung durch Licht und verwerthet sie für die Irritabilitätslehre. Indessen ist zu beachten, dass man der Iris Ganglienzellen zuzuschreiben Grund hat, dass sonst weder an glatten noch an quergestreiften Muskeln eine ähnliche Wirkung des Lichtes beobachtet ist[5], und dass H. MÜLLER (a. a. O.) nur

---

1 Die Detailangaben, wie sie sich aus der Controverse herausstellten, sind aus den angegebenen Schriften zu entnehmen. Da die Irritabilitätsfrage längst auf andern Wegen entschieden ist, so haben die Details weniger unmittelbares Interesse; vgl. auch Band II. Cap. 2.

2 Vgl. KÜHNE, a. a. O.; ALBERS, Arch. f. pathol. Anat. XXIII. S. 582. 1862.

3 BROWN-SÉQUARD, Proceed. Roy. Soc. VIII. p. 233. 1856: Journ. d. l. physiol. II. p. 281, 451. 1859. (Die betr. Arbeit ist jedoch schon im Jahre 1847 von der Pariser Académie gekrönt worden.)

4 FR. ARNOLD, Physiologie II. S. 887; REINHARDT, Danske Vidensk. Selsk. Afhandl. 1841 (deutsch in OKEN's Isis 1843. S. 733); BUDGE, Bewegung der Iris 1855. S. 144; HEINR. MÜLLER, Würzb. Verhandl. X. 1859. Sitzungsberichte. Vorstehende Citate giebt HEINR. MÜLLER in seiner zweiten, ausführlicheren Arbeit, Würzburger naturw. Ztschr. II. S. 133. 1861.

5 JOH. MÜLLER hatte HARLESS mitgetheilt, es habe ihm geschienen als ob plötz-

eine schmale Zone nahe dem Pupillenrand lichtempfindlich fand (vgl. auch oben S. 101). — Zu erwähnen ist, dass HARLESS[1] auch an menschlichen Leichen bis 30 Stunden nach dem Tode deutliche Pupillenverengerung des dem Licht exponirten Auges im Vergleich mit dem verschlossenen beobachtet hat.

## III. Beziehungen zwischen Reizgrösse und Reizwirkung.

### 1. *Allgemeine Beziehungen.*

Die Grösse der Muskelaction ist evident von der Stärke des Reizes abhängig; dies lehrt schon die Thatsache dass wir den gleichen Muskel nach Belieben stärker oder schwächer contrahiren können, und jeder Reizversuch bestätigt das Dasein dieser Abhängigkeit. Ferner bedarf es kaum der Erwähnung, dass die Arbeit der Erregung nicht etwa der Arbeit der Contraction äquivalent ist.[2] Vielmehr verhält sich erstere zu letzterer nur wie eine auslösende Kraft zur ausgelösten; die Arbeit des Muskels hat ihre Quelle in inneren Spannkräften, welche durch den Anstoss des Reizes frei gemacht werden, aber es wird nicht wie bei dem Funken der in ein Pulvermagazin fällt, der ganze Vorrath an potentieller Energie auf einmal, sondern nur ein Theil desselben in kinetische verwandelt, dessen Grösse zum auslösenden Vorgang in einer gewissen quantitativen Beziehung steht.

Die letztere festzustellen hat bei der grossen Veränderlichkeit des Muskels bedeutende Schwierigkeiten. Hierzu kommt noch, dass die Contractionsleistung des Muskels sich aus einer Anzahl von Variablen zusammensetzt, deren Verhältniss nicht vollkommen klar ist. Am natürlichsten scheint es, die Abhängigkeit der Arbeit des Muskels von der Grösse des Reizes festzustellen. Aber erstens sollte neben der äusseren Arbeit auch die innere in Rechnung kommen, die z. B. im Tetanus die einzige ist; ferner ist die äussere Arbeit, wie wir gesehen haben, ganz von der Belastung abhängig, man wird also

---

liche Beleuchtung blossgelegter Froschmuskeln Contraction hervorgerufen hätte; HARLESS konnte dies jedoch nicht finden (vgl. a. unten a. O. S. 493).

1 HARLESS, Abhandl. d. bayr. Acad. V. S. 490. 1848.

2 Es war eine Verkennung dieses Verhältnisses sowohl, als des allgemeinen Erregungsgesetzes. wenn MATTEUCCI den der Muskelarbeit äquivalenten Zinkverbrauch der Reizkette als „electrochemisches Aequivalent der Muskelaction" zu bestimmen suchte; vgl. MATTEUCCI, Ann. d. chim. et phys. (3) XI. p. 403, XII. p. 255. 1844; Compt. rend. XIX. p. 563. 1844; Philos. Mag. (3) XXVI. p. 176. 1845. Vgl. auch DU BOIS-REYMOND's Kritik, Unters. üb. thier. Electr. I. S. 275. 1848. Später hat MATTEUCCI sich darauf beschränkt zu beweisen, dass der kleinste Zinkverbrauch zur Hervorrufung einer Zuckung weit unter dem Aequivalent der Zuckungsarbeit steht, letztere also nur ausgelöst wird; indess ist diese Beweisform unzureichend, da der erregende Vorgang noch die Arbeit der Schliessung oder Oeffnung umfasst; vgl. MATTEUCCI, Compt. rend. XLII. p. 651. 1856; Bibl. univ. 1856. May; Proceed. Roy. Soc. VIII. No. 22. 1856.

ganz verschiedene Resultate erhalten, je nachdem man bei constanter Last das Verhältniss zwischen Reizgrösse und Hubhöhe (Arbeit) misst, oder bei constanter Hubhöhe das Verhältniss zwischen Reizgrösse und gehobener Last (Arbeit). Es wird mit einem Wort bei einem gegebenen Muskel nicht einfach einer bestimmten Reizgrösse eine bestimmte Arbeit entsprechen. Einfacher stellt sich die Frage, wenn man, unter Ausschluss jeder Hubhöhe, nur das Verhältniss zwischen Reizgrösse und erreichter Kraftgrösse (S. 65) zu ermitteln sucht.

In all diesen Untersuchungen kann ferner die Reizgrösse in keinem absoluten Maasse angegeben werden (die Einheit müsste ein Differentialquotient sein, vgl. oben S. 90 und Band II.), sondern man muss sich begnügen eine Graduirung der Reizgrössen zur Aufsuchung des Gesetzes einzuführen, sei es durch empirische Graduirung einer Inductions-Schlittenbahn, sei es durch Abstufung der Intensitäten des inducirenden oder direct (bei stets gleicher Schwankung) verwendeten Kettenstromes mittels des Rheochords; über diese Methoden vgl. Band II.

Eine der ersten derartigen Untersuchungen, und zwar nach dem letztgenannten Verfahren, habe ich selbst ausgeführt.[1] Durch Ueberlastung wurde dem Muskel die Erreichung einer bestimmten Kraft oder Energie zur Aufgabe gestellt, und am Rheochord die Intensität des Stromzweiges aufgesucht, dessen Schliessung, bei stets gleicher durch ein Pendel bewirkter Schliessungsform, zur ausreichenden Reizung nöthig war. Es ergab sich, dass bei gleichmässigem Wachsthum der verlangten Energie die Reizgrössen anfangs langsam, dann schneller wachsen und bald nicht mehr erreicht werden. Mit andern Worten: bei gleichmässig zunehmenden Reizgrössen wachsen die Energien zuerst schnell, dann immer langsamer und erreichen bald ein Maximum (die sog. „absolute Kraft").

Ursprünglich hatte ich bei dieser Untersuchung die Reize aufgesucht, welche zur minimalen Hebung verschiedener Belastungen, die den Muskel gedehnt hatten, nöthig sind. Es zeigte sich aber, dass auf diesem Wege die Beziehung zwischen Reiz- und Leistungsgrösse nicht ermittelt werden kann; für alle Belastungen ergab sich nämlich der erforderliche Reiz gleich gross. In der That misst aber der Versuch nur die Reizgrösse welche nöthig ist, um dem Muskel ein Minimum von Energie zu ertheilen, und diese Reizgrösse zeigt sich von der Spannung im Ruhezustande unabhängig (vgl. oben S. 72).

Fick[2] mass dagegen die Wurfhöhe, welche verschiedene Reize bei constanter Belastung hervorrufen, und fand dieselben innerhalb

1 Hermann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 369.

2 Fick, Sitzgsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. XLVI. S. 350 (mit Tachau), XLVII. S. 79, XLVIII. S. 220. 1862—1863; Untersuchungen über electr. Nervenreizung. Braunschweig 1864. Vgl. auch Tiegel, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 272. 1876.

gewisser Grenzen der Reizgrösse proportional; unterhalb einer gewissen Reizintensität, welche FICK als „Schwellenwerth“ bezeichnet, ist die Wirkung Null[1], oberhalb einer andern constant. Die Reize waren sehr kurzdauernde Kettenströme oder Inductionsströme. Die Versuche wurden zwar ebenso wie die von TIEGEL (a. a. O.) mit indirecter Reizung angestellt, so dass eine ganze Kette von Auslösungen stattfand; wenn jedoch die Beziehung zwischen Anfangs- und Endglied eine einfach proportionale ist, so ist sie es auch mit höchster Wahrscheinlichkeit in den Zwischengliedern.

Bei immer weiterer Steigerung der Reizgrösse, sei es durch Erhöhung der Stromintensität, sei es durch Verlängerung der Schlussdauer (s. S. 96), tritt noch eine weitere gradlinige Steigerung der bis dahin constanten maximalen Wurfhöhe auf, und diese „übermaximalen Zuckungen“ erreichen dann ein zweites Maximum. Diese viel discutirte Erscheinung[2], welche LAMANSKY (a. a. O.) als Folge einer Summation von Reizen, zu welcher verschiedene Anlässe da seien, zu erklären versucht hat, findet bei directer Reizung nicht statt, ihre Ursache muss also im Nerven liegen, bei welchem sie näher besprochen werden wird. Dasselbe gilt von den Modificationen der untermaximalen Reizwirkung durch eingeschobene stärkere Reize (TIEGEL, ROSSBACH & HARTENECK), sowie von der von FICK, LAMANSKY und TIEGEL beobachteten Erscheinung, dass es bei beständiger Steigerung indirect reizender Inductionsströme ein wirkungsloses „Intervall“ gibt, obgleich schwächere und stärkere Ströme wirken (vgl. Band II.).

Der Versuch PREYER's, für die Beziehung zwischen Reiz und Muskelthätigkeit ein dem (nach neueren Untersuchungen unrichtigen) psychophysischen Gesetz von FECHNER analoges „myophysisches“ Gesetz aufzustellen, beruht auf Irrthümern, so dass es genügt, hier die bezügliche Literatur anzuführen.[3]

Der Unterschied zwischen meinem und FICK's Resultat erklärt sich daraus, dass in beiden Untersuchungen ganz verschiedene Functionen des Muskels betrachtet wurden. Denn nichts spricht dafür, dass die Kraft, welche der Muskel in Folge der Reizung bei Festhaltung auf seiner Ruhelänge erreicht, proportional sei der Wurfhöhe, welche er in Folge der Reizung ausführt. Da aber letztere Grösse, wie wir gesehen haben, von sehr vielen Bedingungen abhängt, so

1 Jedoch fand FICK, dass diese unwirksamen Reize bei häufiger Aufeinanderfolge sich zu tetanisirender Wirkung superponiren.

2 Vgl. FICK, a. a. O.; ferner Vjschr. d. naturf. Ges. in Zürich XI. S. 48. 1866; LAMANSKY, med. Centralbl. 1867. S. 577; Studien d. physiol. Instit. zu Breslau IV. S. 146. 1868; med. Centralbl. 1869. S. 17, 241, 804; A. B. MEYER, Beiträge zur Lehre von der electrischen Nervenreizung. Zürich 1867; med. Centralbl. 1868. S. 721; 1869. S. 161; J. J. MÜLLER, Unters. aus d. Züricher physiol. Labor. S. 98. Wien 1868; FICK, med. Centralbl. 1869. S. 611; Studien über electrische Nervenreizung. Grat.-Schr. f. E. H. WEBER. Würzburg 1871; Würzburger Verh. N. F. II. S. 145. 1871.

3 Vgl. PREYER, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 294, 483, VI. S. 237, 567, VII. S. 200. 1872—1873; Das myophysische Gesetz. Jena 1873; LUCHSINGER, Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 295, 642, VIII. S. 538; BERNSTEIN, ebendaselbst VI. S. 403, VII, S. 90.

scheint sie mir kein natürliches Mass für dasjenige, was in erster Linie gesucht wird, nämlich für die Grösse der Veränderung, die der Muskel in Folge der Reizung erleidet. Es wäre z. B. die Proportionalität zwischen Hubhöhe und Reizgrösse vereinbar mit der Annahme, dass jeder Reiz gleiche Kräfte auslöst, aber innerhalb um so kürzerer Zeit, je grösser der Reiz; da die Wurfhöhe cet. par. wesentlich von der Anfangsgeschwindigkeit abhängt. Ich glaube deshalb, dass die Resultate der von mir angewandten Methode einen unmittelbareren Einblick gewähren. Doch wäre es wünschenswerth, diese Versuche in grösserer Zahl, mit sorgfältigerer Controlle der Ermüdung zu wiederholen. Die scheinbare Einfachheit des FICK'schen Gesetzes ist bei näherer Betrachtung nicht so gross. Erstens bieten geknickte Curven immer theoretische Schwierigkeiten, mögen auch ihre Theile gradlinig sein, zweitens liegt es im Wesen dieser Versuche, dass sich die Gradlinigkeit nur mit einer gewissen Annäherung behaupten lässt.[1]

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass sich die Erregbarkeit des Muskels nicht durch eine einfache Zahl darstellen lässt, etwa als Quotient von Contractionsgrösse durch Reizgrösse; denn selbst wenn innerhalb einer gewissen Strecke eine Proportionalität beider Grössen stattfindet, wäre jener Quotient nur innerhalb dieses Bereiches eine Constante und sein Werth würde mit der Belastung u. s. w. wechseln. Ferner lassen sich die verschiedenen Reizarten untereinander nicht numerisch vergleichen, da man keine Aequivalenzgesetze zwischen ihnen kennt, ja nicht einmal ein einzelner Reiz sich in irgend einem Maasse vollkommen ausdrücken lässt. So sind denn auch alle Gesetze, welche die Veränderung der Erregbarkeit unter bestimmten Einflüssen ausdrücken, nur Beziehungen zwischen dem betr. Einfluss und irgend einer der zahlreichen für die Muskelthätigkeit in Betracht kommenden Variablen, während alle andern Variablen constant erhalten sind.

Für sehr viele Vergleichungen ist es am einfachsten, jedesmal den „Schwellenwerth" des Reizes (s. oben) aufzusuchen, d. h. bei allmählicher Steigerung der Reizgrösse denjenigen Werth zu bestimmen, der die erste merkliche Muskelcontraction hervorruft. Zu solchen Versuchen ist nur der electrische Reiz brauchbar, weil er allein eine gewisse numerische Graduirung (s. oben) zulässt. Zahlreiche Erfahrungen lehren, dass auch die Succession der Reize für solche Versuche nicht gleichgültig ist. Bei einem gewissen Rhythmus der Prüfung nimmt durch eine Nachwirkung des vergangenen Reizes der

[1] FICK selber erhielt mitunter Curven, welche mehr zu dem von mir gefundenen Gesetz passen; vgl. die citirte Grat.-Schrift Fig. 1, und andre Stellen.

Erfolg in gewissem Grade zu, so dass selbst unwirksame Reize durch Wiederholung wirksam werden können (vgl. Fick, oben S. 109, Anm. 1). Diese Summationserscheinungen sind bisher fast nur bei indirecter Reizung untersucht (s. Band II.), aber auch bei directer vorhanden.

### 2. *Einfluss der Applicationsstelle des Reizes; Vergleichung der directen und indirecten Erregbarkeit.*

Bei directer Reizung einer beschränkten Stelle eines entnervten Muskels muss der Erfolg in mehrfacher Hinsicht von der Lage der Applicationsstelle abhängen. Schon die Frage des Durchströmungswinkels (s. S. 98) könnte unter diesem Gesichtspunct betrachtet werden. Ferner muss in einem Muskel, in welchem die Erregungswelle beim Ablauf durch die Faser abnimmt (s. S. 55), die gleiche Reizung aus leicht ersichtlichem Grunde am günstigsten wirken, wenn sie die Mitte der Faser trifft. Der wirklich beobachtete Unterschied in der Erregbarkeit von Mitte und Ende (S. 84) beruht dagegen mindestens zu einem grossen Theile auf einem andern Umstand.

Remak [1], Bernard [2] und in exacter Weise Rosenthal [3] haben nämlich gefunden, dass der gleiche electrische Reiz eine stärkere Wirkung auf den Muskel hat, wenn er dessen Nerven, als wenn er die Muskelsubstanz selbst trifft, oder dass, wie man es mit gehöriger Einschränkung des Sinnes auch ausdrücken kann, die indirecte Erregbarkeit des Muskels grösser ist als die directe. Rosenthal unterband einem Frosche die Gefässe des einen Schenkels, so dass die nachfolgende Curarisirung dieses Bein verschont liess, und legte den Nerven des unvergifteten Schenkels der Länge nach auf den Gastrocnemius des vergifteten. Durch Nerv und Muskel zusammen werden dann Inductionsströme geleitet, welche, da der Leitungswiderstand beider annähernd gleich ist, sich den Quersehnitten proportional vertheilen, also in beiden mit gleicher Dichte fliessen. Bei allmählicher Steigerung der Stromstärke durch Annäherung der secundären Spirale an die primäre zuckt zuerst der indirect gereizte Muskel, bedarf also schwächerer electrischer Erregung. Nach Kühne (s. oben) würde die grössere Erregbarkeit auch noch den allerletzten Nervenenden, welche das Curare verschont lässt (vgl. jedoch Sachs, S. 84), zukommen.

Die oben S. 96 angeführten Untersuchungen von Brücke haben dann weiter ergeben, dass die grössere Wirksamkeit der indirecten

---

1 Remak, Ueber methodische Electrisirung gelähmter Muskeln. Berlin 1856.
2 Bernard, Compt. rend. et mém. d. l. soc. d. biol. (2) IV. (1857.) Paris 1858.
3 Rosenthal, Molesch. Unters. III. S. 185. 1857; vgl. auch Pelikan & Kölliker, Würzburger Verhandl. IX. S. 66. 1858.

Erregung ganz besonders für kurzdauernde Ströme gilt; wichtig ist, dass ROSENTHAL seinen Versuch auch mit Kettenströmen wiederholt und dabei constatirt hat, dass auch für diese der Nerv erregbarer ist als der Muskel.

### *3. Vergleichung der Erregbarkeit verschiedener Muskeln.*

Ob die Erregbarkeit der Muskeln verschiedener Thierclassen, insbesondere der Warm- und Kaltblüter, characteristische Unterschiede zeigt, ob z. B. bei gleicher Stromdichte in einem Frosch- und Säugethierpräparat letzteres wesentlich empfindlicher ist (der Versuch wäre nach Art des ROSENTHAL'schen anzustellen, und könnte sich sowohl auf directe wie auf indirecte Reizung erstrecken), scheint noch nicht untersucht.

Bei neugeborenen Thieren fand SOLTMANN[1] die directe und indirecte Erregbarkeit wesentlich kleiner als bei etwas älteren.

Hier schliesst sich auch am passendsten die merkwürdige, von RITTER[2] zuerst beobachtete, neuerdings von ROLLETT[3] wieder der Vergessenheit entrissene und von allen Einwänden befreite Thatsache an, dass bei schwacher Reizung des Ischiadicus am Frosche die Fussbeuger, bei stärkerer die Strecker (Gastrocnemius) das Uebergewicht haben; dazwischen tritt ein Stadium des Kampfes zwischen Beugung und Streckung ein. Diese Thatsache ist wie zu RITTER's Zeiten so auch jetzt mit Unrecht auf Unglauben gestossen; man kann sie leicht bestätigen. FICK & BOUR[4] haben versucht das Ueberwiegen der Beugung bei schwacher Reizung dadurch zu erklären, dass bei gestreckter Lage des Schenkels Beugung leichter merklich ist, allein BOUR selbst und namentlich ROLLETT constatirten die stärkere Contraction der Beuger auch wenn beide Muskelgruppen an besonderen Hebeln angriffen oder an einem künstlichen Apparat gegen einander wirkten. Die Erscheinung tritt nur bei indirecter Reizung ein[5], muss also in Verhältnissen der Nervenfasern oder wahrscheinlicher ihrer Endigung in den Muskeln begründet sein; diese Verhältnisse sind aber noch

1 Jahrb. f. Kinderheilkunde N. F. 1877: Sep.-Abdr.

2 Die Literatur des Gegenstands s. bei DU BOIS-REYMOND, Unters. üb. thier. Electr. I. S. 317, und bei ROLLETT, a. a. O.

3 ROLLETT, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXX. S. 7, LXXI. S. 33, LXXII. S. 349. 1874—1876.

4 BOUR, Würzburger Verhandl. N. F. VIII. S. 221. 1875.

5 Der Versuch von H. MUNK (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 41), die Erscheinung dadurch zu erklären, dass die einzelnen Fasern im Nerven ungleich starke Stromzweige erhalten, widerlegt sich dadurch, dass das Resultat das Gleiche bleibt, wie auch der Nerv zu den Electroden liege, und ebenso wenn die Electroden ringförmig sind.

nicht aufgeklärt. Die Erscheinung berechtigt zu dem Schlusse, dass das Gesetz der Abhängigkeit zwischen Reizgrösse und Reizerfolg nicht bei allen Muskeln durch die gleiche Curve dargestellt wird, wenigstens nicht für indirecte Reizung; die Curven für Beuger und Strecker des Froschfusses schneiden sich gegenseitig.[1] Dass auch sonst Unterschiede im Verhalten der Muskeln desselben Thieres vielfach vorkommen, ist schon oben S. 38 erwähnt.

## IV. Angaben über selbstständige Contractionen quergestreifter Muskeln.

Im Folgenden soll eine Anzahl bisher wenig beachteter Angaben zusammengestellt werden, welche anscheinend dem Satze, dass die Muskeln nur auf directe oder indirecte Reizung sich contrahiren, widersprechen. Ein grosser Theil dieser Angaben lässt sich wohl ohne Weiteres auf übersehene directe Reize zurückführen, so die von Remak[2] zuerst beschriebenen rhythmischen Contractionen von Muskelfasern des Zwerchfells und des Herzens, welche er bei schwacher Vergrösserung unter dem Microscop beobachtete; der Rhythmus variirte von 6 bis 60 p. Minute; die Bewegungen hielten bis 48 Stunden nach dem Tode an; auch Valentin[3] beobachtete solche Bewegungen. Wohl ähnlicher Natur sind die von Mayer[4] und Schultz-Schultzenstein[5] gesehenen rhythmischen Contractionen der Muskeln abgerissener oder durchrissener Fliegenbeine, Blutegel- und Froschmuskeln, ja sogar Blutegelnerven, über welche Entdeckung sogar ein lebhafter Prioritätsstreit stattfand. An diesen isolirten und mechanisch verletzten Fasern wirkte der Reiz der Luft und namentlich des zugesetzten Wassers, dessen erregende Wirkungen damals noch unbekannt waren. Wirft man einen dünnen Muskel, z. B. einen Sartorius, in destillirtes Wasser, so geräth er in rhythmische Zuckungen, welche in indifferenter Salzlösung ausbleiben. Warum continuirliche Reizung rhythmische Contractionen macht, ist nicht hinreichend erklärt, aber so viele Erklärungen denkbar, dass jedenfalls diese Thatsache nicht zur Annahme automatischer Functionen zwingt, ebensowenig die von

---

1 Frl. Völkin hat in meinem Laboratorium gefunden, dass der gleiche Unterschied in der Erregbarkeit der Beuge- und Strecknerven auch am Kaninchen vorhanden ist.

2 Remak, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843. S. 182.

3 Valentin, Lehrb. d. Physiol. 2. Aufl. II. 1. S. 109, 110, u. s. w. Braunschweig 1847.

4 Mayer, Elementarorganisation des Seelenorgans S. 7. Bonn 1838; Froriep's Not. 1847. No. 7; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1854. S. 214; 1856. S. 321.

5 Schultz-Schultzenstein, Die Verjüngung im Thierreich etc. S. 39. Berlin 1854; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1855. S. 265.

RITTER [1], SCHIFF [2] u. A. beobachteten mehrfach wiederholten Contractionen auf einmalige Reizung

Von grösserer Bedeutung sind vielleicht die Angaben von BROWN-SÉQUARD [3] und VULPIAN [4] über rhythmische Contractionen des Zwerchfells nach Durchschneidung beider Phrenici; dieselben sollen den respiratorischen in Form und Rhythmus völlig analog sein, so dass BROWN-SÉQUARD geradezu dem Zwerchfell eine ähnliche functionelle Selbstständigkeit wie dem Herzen zuschreibt; auch an den Gesichtsmuskeln und Extremitäten sollen nach der Nervendurchschneidung spontane Bewegungen vorkommen, welche er den central innervirten ähnlich findet.[5] Jene Zwerchfellbewegungen habe ich in Gemeinschaft mit den Herren BLEULER und LEHMANN öfters betrachtet, aber bis jetzt nicht die Ueberzeugung gewinnen können, dass etwas Anderes vorliegt als bündelweise Contractionen durch den Reiz der Blosslegung, die wie die in destillirtem Wasser (s. oben) einen unregelmässigen Rhythmus einhalten; man sieht sie auch an den Bauchmuskeln; nach Zerstörung des Rückenmarks sahen die genannten Herren keine Athembewegungen am Zwerchfell. Trotzdem wäre es voreilig, die Ansicht eines so erfahrenen Beobachters wie BROWN-SÉQUARD, dass es sich um wahre, etwa durch Ganglienzellen bedingte Automatie handle, ohne eingehendere Untersuchung zu verwerfen, zumal da noch einige andere Thatsachen und Angaben darauf hinzudeuten scheinen, dass nicht alle Nervenenden einfach übertragende Bedeutung haben, sondern in der Nähe der Muskeln noch complicirte nervöse Vorrichtungen vorkommen: nämlich die oben S. 112 angeführten Beobachtungen von RITTER und ROLLETT über verschiedene Wirkungen gleicher Nervenreize auf die Muskeln, ferner eine Angabe von FLEISCHL [6], dass electrische Reizung abgeschnittener Käferbeine nicht einheitliche Contraction, sondern coordinirte Bewegungen zur Folge habe [7], endlich die bekannten Thatsachen über die Innervation glatter Muskeln.

---

1 RITTER, erwähnt von A. v. HUMBOLDT, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser II. S. 445. Posen u. Berlin 1797.

2 SCHIFF, Molesch. Unters. I. S. 87. 1856.

3 BROWN-SÉQUARD, Compt. rend. d. l. soc. d. biologie 1849. p. 158; Journ. d. l. physiol. II. p. 115. 1859.

4 VULPIAN, Gaz. méd. d. Paris 1858. S. 825.

5 Die gleichen Autoren urgiren auch, dass das Zwerchfell länger als andere Muskeln sowohl direct als indirect erregbar bleibt. Diese leicht zu bestätigende Thatsache hängt wohl damit zusammen, dass das Zwerchfell wie das ebenfalls lange erregbare Herz (s. unten S. 127) einer der meistgebrauchten Muskeln ist, und vielleicht deshalb mehr Vorrath an leistungsfähigem Material enthält.

6 FLEISCHL, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1875. S. 469.

7 Eine ganz ähnliche Beobachtung an einem abgeschnittenen Kaninchenbeine s. bei VULPIAN, a. a. O.

Von anscheinend selbstständigen Muskelcontractionen sind endlich noch die paralytischen Undulationen zu erwähnen, welche einige Tage nach der Nervendurchschneidung in manchen Muskeln zu beobachten sind, und lange Zeit anhalten; Näheres hierüber siehe im 5. Capitel, sub IV.[1]

---

## VIERTES CAPITEL.

# Die Ermüdung und Erholung des Muskels.

### I. Allgemeines.

Ermüdung nennt man den Zustand, in welchen der Muskel durch angestrengte oder anhaltende Thätigkeit geräth. Da ohne Zweifel dieser Zustand nur eine gewisse Steigerung derjenigen Veränderungen darstellt, welche jede Contraction wenn auch nur in unmerklichem Grade hervorbringt, so ist es gerathen, und im Grunde auch gebräuchlich, als Ermüdung überhaupt die durch die Muskelthätigkeit hervorgebrachten, relativ dauernden functionellen Veränderungen des Muskels zu bezeichnen.

Der vulgäre Begriff der Ermüdung umfasst eine ganze Reihe von Veränderungen, unter denen die musculäre nur einen Theil ausmacht. Folgendes sind im Wesentlichen diejenigen Erscheinungen der Muskelermüdung, welche jeder aus eigener Erfahrung kennt. Vor Allem geringere Leistungsfähigkeit des Muskels; eine mit steifem Arm gehaltene Last kann nach einer gewissen Weile nicht mehr gehalten werden; ehe sie unwiderstehlich herabsinkt, merkt man deutlich, dass es grösserer Willensanstrengung bedarf sie zu halten, dass eine grosse Anzahl von Nebenerscheinungen, Röthe des Gesichts, Schwitzen, Mitanstrengung fremder Muskeln, Runzeln der Stirn u. s. w. in immer höherem Grade auftreten. Ferner tritt, ehe das Halten ganz unmöglich wird, Zittern ein, die Zusammenziehung der Muskeln wird unstetig[2], bald auch von grösseren unregelmässigen Erschlaffungspausen unterbrochen. Die Abnahme der Leistungsfähigkeit zeigt sich auch bei nicht continuirlichen Muskelcontractionen, z. B. bei einer Reihe

---

1 Das Zwerchfell zuckt links zuweilen rhythmisch, indem der Phrenicus durch die Actionsströme des Herzens erregt wird; vgl. Schiff, Arch. d. sc. phys. et nat. 1877. Sep.-Abdr.

2 Uebrigens kann schon bei mässigen Anstrengungen in geeigneter Beleuchtung Muskelflimmern am lebenden Menschen durch die Haut hindurch beobachtet werden; vgl. Brücke, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXV. Sep.-Abdr. S. 23. 1877.

von Hammerschlägen; die Kraft derselben wird zusehends allmählich schwächer (Messungen dieser Abnahme, etwa mit einem Schlag-Dynamometer, scheinen zu fehlen); ebenso wird bei anhaltendem Gang oder Lauf die Geschwindigkeit kleiner, oder es bedarf grösserer Willensanstrengung sie zu erhalten. Eine zweite Gruppe von Erscheinungen ist sensibler Natur; im angestrengten Muskel entsteht ein schwer definirbares Gefühl von Unbehaglichkeit, Druck, Ziehen und Schwere, das in wirklichen Schmerz übergeht; letzterer kann sich bis zur Unerträglichkeit steigern, und so die Fortsetzung der Anstrengung unmöglich machen. Geringere Grade dieser Empfindungen machen das allgemeine Gefühl der Abspannung nach harter Arbeit.

Ausserdem lehrt die tägliche Erfahrung, dass alle genannten Ermüdungserscheinungen nach Unterbrechung der Anstrengung zurückgehen, und dass diese „Erholung“ um so rascher erfolgt, je weniger stark oder anhaltend die Anstrengung gewesen ist.

Mit Ausnahme der Empfindungen sind nun die im Vorstehenden erwähnten Ermüdungserscheinungen auch experimentell am isolirten Muskel aufgefunden, und zum Theil genauer verfolgt worden. Ferner ergab sich die wichtige Thatsache, dass auch der isolirte Muskel, wenn auch in geringerem Grade als der im normalen Organismus befindliche, der Erholung fähig ist, wie besonders Valentin[1] und Ed. Weber[2] gezeigt haben.

## II. Veränderung der Erregbarkeit und der erreichbaren Maximalleistung.

Ihren allgemeinkenntlichen Ausdruck findet die Abnahme der Erregbarkeit in dem erwähnten Gefühl und Bewusstsein grösserer Willensanstrengung, die zu gleicher Leistung erforderlich ist. Experimentell giebt sie sich zu erkennen: durch die grössere Reizstärke, welche nöthig ist um gleiche Kraft oder gleiche Hubhöhe zu erreichen (hier sei auch daran erinnert, dass diese Reizstärke im ermüdeten Muskel besonders gross sein muss, wenn kurzdauernde Ströme zur Erregung benutzt werden, s. oben S. 96), oder umgekehrt durch die Abnahme der Kraft oder der Hubhöhe bei gleichbleibender Reizgrösse. Ist letztere maximal, so kann sich natürlich eine Veränderung der Erregbarkeit nicht zeigen, wohl aber zeigt sich jetzt die oben schon angedeutete Abnahme der Leistungsfähigkeit, durch Abnahme der (maximalen) Hubhöhe oder Kraft. Beim Tetanus erkennt man das erstere ohne Weiteres an der beständigen Verlängerung des

1 Valentin, Lehrb. d. Physiol. 2. Aufl. II. 1. S. 248. Braunschweig 1847.
2 Weber, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 72. 1846.

erregten Muskels, wie sie Ed. Weber[1] zuerst gemessen hat. Er sah die Verlängerung zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit erfolgen, sodass schliesslich nahezu die Ruhelänge erreicht wird. Ganz das Gleiche fanden später Wundt[2] und Volkmann[3] auf graphischem Wege. Endlich sahen Donders & van Mansvelt (cit. S. 9) am Menschen, dass beim Halten eines Gewichtes auf bestimmter Höhe der Arm nach plötzlicher Entlastung um so weiter zurückschnellt je länger der Tetanus gedauert hat, woraus sie schliessen, dass der Contractionsgrad zur Unterhaltung constanter Leistung beständig zunehmen muss, oder mit andern Worten die Ermüdung den contrahirten Muskel dehnbarer macht.

Wird der Tetanus durch Erholungspausen unterbrochen, oder werden nur Einzelzuckungen angewandt, so wird der Ablauf der Ermüdung durch die zwischenliegenden Erholungen complicirt. Am einfachsten gestalten sich natürlich die Verhältnisse, wenn Belastung, Reizgrösse, Dauer der Erregung und Dauer der Pause in einer längeren Versuchsreihe constant erhalten werden. Solche Reihen hat zuerst Volkmann[4] gelegentlich seines oben S. 72 erwähnten Streites mit Weber über die Elimination der Ermüdung angestellt. Diese Elimination beruhte darauf, dass in einer Versuchsreihe, in welcher eine Grösse (z. B. die Belastung) variirt wird, die durchlaufene Reihe noch einmal in umgekehrter Folge wiederholt, und die Mittel aus je zwei correspondirenden Versuchen als die eigentlich vergleichbaren, vom Ermüdungseinfluss befreiten Grössen betrachtet wurden. Hierbei wird stillschweigend vorausgesetzt, dass die Ermüdungsschädigung der Zeit proportional verläuft. Dies fand jedoch Volkmann nicht einmal für constante Bedingungen, geschweige denn für variirte Belastungen, bestätigt; nach ihm ist der Verlauf ein ähnlicher wie der oben angegebene bei continuirlichem Tetanus.

Dagegen fand Kronecker[5], welcher den Muskel in gleichen Intervallen (2—12 Secunden) mittels eines selbstthätigen Apparats mit maximalen Inductionsschlägen unter constanten Bedingungen reizte und die Zuckungsstriche in gleichen Abständen aufschrieb, die obere Verbindungslinie derselben, die sog. Ermüdungscurve, gradlinig. Bedingung hierfür ist, dass die Belastung nicht zu gross ist (für den Triceps femoris nicht über das Gewicht des ganzen Thieres). Die

---

1 Weber, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 70. 1846.
2 Wundt, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 180. Braunschweig 1858.
3 Volkmann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 705.
4 Volkmann, a. a. O. und Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 372. 1870.
5 Kronecker, Monatsber. d. Berliner Acad. 1870. S. 629; Ber. d. sächs. Acad. 1871. S. 690.

Gradlinigkeit der Ermüdungscurve gilt sowohl für die Wurfhöhen mit constanter Ueberlastung als für die mit constanter Belastung, im letzteren Falle aber nur solange der Muskel sich noch über seine Ruhelänge verkürzt; von da ab nimmt die Ermüdungscurve einen hyperbolischen Character an, indem die Wurfhöhen, je mehr sie sich Null nähern, um so langsamer abnehmen. Die Abnahme der Wurfhöhen in einer gegebenen Zeit ist um so grösser je kleiner das Reizintervall, d. h. je mehr Zuckungen auf die Zeit fallen, so dass die Wurfhöhe in jedem Moment lediglich von der Anzahl der vorangegangenen maximalen Zuckungen abhängt, gleichgültig auf welche Zeit sich diese vertheilt haben. Auch von der Ueberlastungsgrösse ist der Gang der Ermüdung insofern unabhängig, als bei gleichem Intervall die Ermüdungslinien bei verschiedenen Ueberlastungen zwar in verschiedenen Höhen liegen, aber parallel sind; die Null wird natürlich um so früher erreicht, je grösser die Ueberlastung, mit andern Worten die absolute Kraft des Muskels wird um so früher Null, je grössere Ueberlastungen er in gleichen Intervallen zu heben hatte. Die angeführten Gesetze gelten sowohl für den ausgeschnittenen als für den normal ernährten Muskel.

Ist, bei constantem Intervall und constanter Ueberlastung, $y_1$ die Höhe der ersten, $y_n$ die der $n$ten Zuckung und $D$ die Differenz zweier auf einanderfolgender Wurfhöhen, so ist

$$y_n = y_1 - (n-1)\,D;$$

und $y_n$ wird $=0$ für $n = 1 + y_1/D$, wofür man setzen kann $n = y_1/D$, zumal da der eigentliche Werth von $n$, das eine ganze Zahl sein muss, zwischen beiden liegt. Diese Zuckungshöhe 0 wird erreicht nach der Zeit $(y_1/D)\,.\,t$, worin $t$ das Intervall zweier Reizungen. Aus den obigen Sätzen ergiebt sich, dass $D$ von der Grösse des Intervalls und der Ueberlastung unabhängig und nur von der Natur des Muskels abhängig ist. Dagegen ist $y_1$ eine Function der Ueberlastung. — Die theoretische Deduction KRONECKER's, welche erklären soll, dass die Ermüdungscurve des belasteten Muskels, sobald sie die Abscisse der unbelasteten Ruhelänge (ich will sie im Folgenden natürliche Abscisse nennen) durchschnitten hat, hyperbolisch verläuft, beruht auf sehr anfechtbaren Voraussetzungen.[1] Ungleich natürlicher erscheint mir folgende Erklärung. Der überlastete Muskel zeichnet nur den oberen Theil derjenigen Wurfhöhe, welche gezeichnet werden würde, wenn die Ueberlastung Belastung gewesen wäre; der unterhalb der natürlichen Abscisse gelegene Theil der Wurfhöhe

1 Die Deduction kommt im Wesentlichen darauf hinaus, dass unterhalb der natürlichen Abscisse der relative Antheil der elastischen Kräfte an der Zuckung, welcher natürlich durch die Ermüdung nicht verändert wird, immer grösser, der eigentliche Ermüdungseinfluss also relativ immer kleiner wird. Aber es liegt auf der Hand, dass bezüglich des relativen Antheils der Elasticität an der Contraction die Durchschneidung der natürlichen Abscisse keinen Sprung veranlassen kann, wie ihn die KRONECKER'sche Deduction involvirt, abgesehen davon dass jener Antheil bestreitbar ist.

fällt weg; ausserdem wird die Wurfhöhe bei den Ueberlastungsversuchen durch die anfängliche Festhaltung des Muskels modificirt, wie schon oben S. 74, 77 auseinandergesetzt. Sieht man von letzterem Umstande ab, so ist die Ermüdungslinie bei Ueberlastung identisch mit derjenigen bei Belastung, bis zur natürlichen Abscisse. Der Belastungsversuch gestattet die Ermüdungslinie noch weiter, unterhalb dieser Abscisse zu verfolgen bis zur gänzlichen Erschöpfung des Muskels. Das Ende der Ueberlastungs-Ermüdungscurve ist keineswegs identisch mit Erschöpfung des Muskels; der Muskel entwickelt noch verkürzende Kräfte, nur sind dieselben kleiner als die Ueberlastung. Das Ende der Belastungs-Ermüdungscurve ist dagegen identisch mit wirklicher Erschöpfung. Nun ist es gar nicht zu verwundern, dass eine Curve ihren eigentlichen Verlauf um so mehr enthüllt, je längere Stücke zur Verfügung stehen, dass Eigenthümlichkeiten einer Curve häufig grade in der Nähe kritischer Puncte am stärksten hervortreten und dass die Gradlinigkeit der Ermüdungscurven, soweit sie behauptet wird, doch ohne Zweifel, wie auch die mitgetheilten Versuche zeigen, nur mit einer gewissen Annäherung behauptet werden kann (vgl. oben S. 8 und 75). In dieser Gradlinigkeit stecken eine Anzahl Zwischenfunctionen, die unmöglich alle wirklich streng gradlinig sein können.

Tiegel[1] hat auch für untermaximale Reize die gleichen Gesetze gefunden; die absolute Grösse der Ermüdungsdifferenz zweier successiver Zuckungen ist merkwürdigerweise hier bedeutender als bei maximalen Reizen. Rossbach & Harteneck[2] fanden den gradlinigen Ermüdungsverlauf auch am Warmblütermuskel bestätigt.

Der Einfluss der Belastung auf den Verlauf der Ermüdung erstreckt sich, wie Harless[3] und Leber[4] fanden, nicht auf die Belastung während der Ruhe. Hierin liegt ein Beweis, dass wesentlich die Arbeitsleistung die Ermüdung bewirkt, natürlich im weitesten Sinne genommen, d. h. auch die innere Arbeit im Tetanus und bei verhinderter Contraction. Leber hat die Ansicht ausgesprochen, die Belastung ermüde wesentlich durch den Widerstand gegen die Verkürzung, besonders im Anfang der Erregung, indessen lassen sich seine Versuche mit dem eben angeführten Satze vereinigen, dass die Ermüdung von geleisteter äusserer oder innerer Arbeit herrührt.

Die interessante Frage, ob auch unwirksame Reize zur Ermüdung beitragen können, ist noch nicht erledigt. Kronecker (a. a. O. S. 775) behauptet dies für Maximalreize am nahezu erschöpften Muskel, während Funke (a. unten a. O. S. 247) es bestreitet; er sah nämlich bei abwechselnder Reizung mit Schliessungs- und Oeffnungszuckungen, sobald erstere unwirksam geworden sind, letztere weniger

1 Tiegel, Ber. d. sächs. Acad. 1875. S. 81.
2 Rossbach & Harteneck, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 1. 1877.
3 Harless, Sitzungsber. d. bayr. Acad. 1861. S. 43.
4 Leber, Ztschr. f. rat. Med. (3) XVIII. S. 262. 1863.

ermüdend wirken, weil das Intervall der wirksamen Reizungen sich verdoppelt hatte; die unwirksamen Reize tragen also nichts mehr zur Ermüdung bei. Reize, welche am frischen Muskel zur Erregung zu schwach sind, ermüden nicht.

Aus dem Vorstehenden ist ersichtlich, dass die Steilheit des Ermüdungsverlaufs und die sie beherrschenden Umstände zugleich den Eintritt der Erschöpfung bestimmen. Ueber die absolute Leistung, welche ein Muskel bis zur Erschöpfung ausführen kann, ist jedoch fast Nichts bekannt. Sicher ist, dass sie im ausgeschnittenen Muskel, in welchem die erholenden Einflüsse viel geringer sind, kleiner ausfällt als im normalen. Ein Bild von der Leistung des ersteren giebt die Thatsache, dass (nach Kronecker, a. a. O.) ein ausgeschnittener Frosch-Triceps von 3 cm. Länge eine Ueberlastung von 20 grm. bei maximaler Reizung in Intervallen von 4—6 Sec. 250 (Januar) bis 2700 mal (October) zu heben vermag.

Ob der Eintritt der Erschöpfung sich auch am ganz normalen und blutdurchströmten Muskel lediglich nach der Summe bereits geleisteter Arbeit bemisst, ist zweifelhaft; wahrscheinlicher ist es für den ausgeschnittenen, also stofflich isolirten Muskel, als für den im Kreislauf befindlichen; aber selbst für ersteren müssen ausser dem Arbeitsbetrage noch andere Momente, wie Spannung, Vertheilung auf die Zeit, von Einfluss sein. Versuche in dieser Richtung existiren bisher nur wenige, am Menschen. Selbstverständlich lässt sich hier der Versuch nie bis zur eigentlichen Erschöpfung, sondern nur bis zur Unmöglichkeit der vorgeschriebenen Leistung treiben. Aus Versuchen an Menschen, welche theils von ihm selbst, theils von Jevons, Nipher u. A. angestellt sind, hat Haughton[1] ein Ermüdungs- oder richtiger Erschöpfungsgesetz aufgestellt, nach welchem die bis zur Erschöpfung eines Muskels im genannten Sinne geleistete Gesammtarbeit umgekehrt proportional ist der Geschwindigkeit, mit welcher jede einzelne Arbeit geleistet wird („rate of work"). Ist also $p$ ein Gewicht, welches $n$ mal bis zur Höhe $h$ gehoben wird, und ist zu jeder Hebung die Zeit $t$ erforderlich, so soll sein

$$n \cdot p \cdot h \times \frac{p \cdot h}{t} = \frac{p^2 h^2 n}{t} = \text{const.}$$

Ist wie in den Versuchen von Jevons[2] (Hebung von Gewichten mit Flaschenzug) die Zeit und Höhe jeder Hebung constant, so ist, wenn

1 Haughton, Principles of animal mechanics. 2. edit. p. 29, 450. London 1873; Amer. Journ. of sc. (3) X. p. 183. 1875; Proceed. Roy. Soc. XXIV. p. 42, XXV. p. 131. 1876.

2 Jevons, Nature 1870. 30. Juny. p. 159.

die Hebungen bis zur Erschöpfung fortgesetzt werden, $p^2 n = \text{const.}$, d. h. die Anzahl von Hebungen, welche ausgeführt werden können, umgekehrt proportional dem Quadrat des Gewichts. HAUGHTON dehnt dies Gesetz auch auf den Fall aus, wo ein Gewicht so lange als möglich mit angespannten Muskeln (z. B. horizontalem Arm) gehalten wird, und findet, indem er die innere („statische") Arbeit dieses Falles gleich dem Product aus Gewicht und Zeit setzt, die Arbeit $= p \cdot t$, „rate of work" $= p\,t/t = p$, also $p^2 t = \text{const.}$, d. h. die Zeit während welcher das Tragen ausgehalten wird, umgekehrt proportional dem Quadrate der Last (in Wirklichkeit kommt noch das Moment des Arms selbst hinzu). — Das HAUGHTON'sche Erschöpfungsgesetz ist übrigens von NIPHER, dessen erste Versuche HAUGHTON zur Stütze gedient hatten, in Folge neuer Versuche[1] bestritten worden; er findet (im ersten Falle, s. oben) $n$ nicht $p^2$, sondern $p^3$ umgekehrt proportional. Wenn nun auch HAUGHTON urgirt, dass in seinen Versuchen die Last jedesmal activ heruntergelassen, in NIPHER's Versuchen aber ohne Zuthun der Versuchsperson gesenkt wurde, so zeigt doch der grosse Unterschied der Resultate, dass das scheinbar einfache Gesetz nur eine rohe Annäherung darstellt.

Bei indirecter Reizung erschöpft sich der ausgeschnittene Muskel nach BERNSTEIN[2] früher als sein Nerv. Werden die Nerven zweier Muskeln $A$ und $B$ gleichzeitig gereizt, die Zuckungen von $A$ aber durch einen constanten Strom am unteren Nervenende gehindert, so erhält man nach Erschöpfung des Muskels $B$ noch Zuckungen von $A$, sobald der constante Strom geöffnet ist; die Erschöpfung des Präparats $B$ hat also nicht im Nerven, sondern im Muskel ihren Sitz.

### III. Veränderung des Characters der Contraction.

Schon HELMHOLTZ fand in seiner bekannten Arbeit, dass die Zuckungscurve durch Ermüdung des Muskels einen gestreckteren Verlauf annimmt, gleichzeitig mit der Abnahme ihrer Höhe.[3] Diese Thatsache ist von vielen Autoren bestätigt und näher untersucht worden, so von WUNDT[4], HARLESS[5], MAREY[6] (auch am Menschen), VOLK-

1 NIPHER, Amer. journ. of sc. (3) IX. p. 130, 321. 1875.
2 BERNSTEIN, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 289. 1877.
3 HELMHOLTZ, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 324; 1852. S. 212. Anfangs sinkt nur die Höhe; ja HELMHOLTZ fand sogar zuerst Verkürzung der direct galvanisch gemessenen Zuckungsdauer durch die Ermüdung (a. a. O. 1850. S. 356).
4 WUNDT, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 178, 187. Braunschweig 1858. WUNDT liess den Muskel seine Reizkette selber wieder schliessen, so oft er seine ursprüngliche Länge erreicht hat; Ermüdung macht dann die Reizungen immer seltener.
5 HARLESS, Sitzungsber. d. bayr. Acad. 1861. S. 43.
6 MAREY, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1866. S. 225, 403; Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 339. Paris 1868.

mann[1], Funke.[2] Volkmann sah die Curve bei extremer Ermüdung schliesslich wieder kürzer werden. Die Verlängerung betrifft wesentlich den absteigenden Theil, besonders in der Nähe der Abscissenaxe, und es ist unverkennbar, dass die Ermüdung mehr und mehr denjenigen Zustand herbeiführt, in welchem die Contraction unvollkommen schwindet, ein Zustand, den wir früher als Folge des Absterbens, der Kälte, abnormer Reizstärken, und gewisser Gifte kennen gelernt haben, und der zum Verkürzungsrückstand und zur idiomusculären Contraction Anlass giebt (s. oben Cap. 2). Natürlich ist bei dem langsamen Schwinden der Verkürzung auch relativ geringere Reizfrequenz zum Tetanisiren erforderlich (vgl. S. 41). Bemerkenswerth ist, dass Funke im mittleren Ermüdungsstadium häufig im absteigenden Theil eine secundäre Elevation („Nase") beobachtete, die noch nicht erklärt ist. Dieselben Einflüsse, welche die Abnahme der Hubhöhe beherrschen, also hauptsächlich Last und Pausenlänge, sind im Wesentlichen auch für die Entwicklung der genannten Curvenänderungen massgebend. Ueber den Einfluss der Ermüdung während des Tetanus s. oben S. 41, 116.

Dass die Ermüdung auch die Leitungsfähigkeit der Muskelfaser für die Erregungswelle schädigt, geht aus meinem, S. 56 kurz erwähnten galvanischen Versuch am Menschen hervor. Die zahlreichen derartigen Erfahrungen an ausgeschnittenen Muskeln (S. 55) lassen sich nämlich ebensogut von Absterben wie von Ermüdung herleiten.

## IV. Versuche über das Wesen der Ermüdung und Erholung.

Nachdem durch die Untersuchungen der letzten Jahrzehnte nachgewiesen war, dass chemische Umsetzungen mit der Muskelthätigkeit in innigem Zusammenhang stehen, war zum ersten Mal ein greifbares Moment zur Erklärung der Ermüdung und Erholung gegeben, während man bis dahin entweder anatomische Veränderungen annehmen oder auf exacte Deutung der Ermüdung verzichten musste. Indess gab erst die du Bois'sche Entdeckung der Säurebildung im thätigen Muskel den chemischen Ermüdungstheorien Impuls, und es wurden alsbald von Heynsius[3], Harless[4] u. A. derartige Theorien

---

1 Volkmann, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 372. 1870.
2 Funke, ebendaselbst VIII. S. 213. 1873.
3 Heynsius, Studien d. physiol. Instit. Amsterdam S. 99. Leipzig u. Heidelb. 1861.
4 Vgl. Ettinger, Relationen zwischen Blut und Erregbarkeit der Muskeln. Münchener Dissert. 1860. Später hat Harless (Sitzungsber. d. bayr. Acad. 1861. S. 43) noch andere Momente in seine Ermüdungstheorie hineingezogen, namentlich eine angebliche Auspressung von Saft aus dem Faserinhalt bei der Contraction.

aufgestellt. Aber erst J. RANKE [1] gelang es, Thatsachen in dieser Richtung aufzufinden. Er sah, dass Muskeln, welche durch heftigen Tetanus, sei es in Folge von Strychninvergiftung [2], sei es durch directe Reizung erschöpft waren, ihre Erregbarkeit durch Verblutung des Frosches, noch mehr durch Ausspritzung der Gefässe mit verdünnter Kochsalzlösung, wiedergewinnen. In der Vermuthung, dass die Entfernung des Blutes durch Wegschaffung gewisser die Erregbarkeit herabsetzender Stoffwechselproducte wirke, injicirte RANKE Fröschen wässrige Extracte ermüdeter Froschmuskeln, sah aber hierauf (abgesehen von einer Schwächung des Herzschlages) die Erregbarkeit steigen statt fallen; an curarisirten Fröschen aber sank die Erregbarkeit durch die Fleischbrühe, so dass jenes Steigen auf Rechnung einer besonderen Wirkung auf die Nervenenden gebracht werden muss. Auf die Muskeln wirken also die extrahirbaren Bestandtheile ermüdeter Muskeln ebenfalls erregbarkeitsherabsetzend, RANKE nennt deshalb diese Stoffe „ermüdend". Unter den Extractivstoffen fand er ermüdend die Milchsäure, und anfangs auch das Kreatin; später zeigte sich, dass letzteres nur in Folge einer Verunreinigung mit saurem phosphorsaurem Natron ermüdend gewirkt hatte, welches letztere Salz also als zweiter ermüdender Stoff neben die Milchsäure tritt. Kohlensäure (in verdünnter Kochsalzlösung absorbirt) fand er nur wenig ermüdend (vgl. auch oben S. 105), die übrigen Extractivstoffe indifferent. Ausser der Erregbarkeit wird nach RANKE auch die Muskelkraft sowie die electromotorische Kraft des Muskelstroms durch Milchsäure herabgesetzt; letzteres wurde von ROEBER [3] bestätigt.

Für die Wirkungsweise der „ermüdenden Stoffe" hat RANKE (Tetanus S. 455) eine ziemlich verwickelte Theorie aufgestellt, die im Wesentlichen darauf hinauslief, dass sie durch eigene Oxydation dem Muskel den Sauerstoff vorenthalten. Diese Theorie war nur möglich, so lange der Irrthum hinsichtlich des Kreatins noch nicht erkannt war; auch ist sie mit unsern jetzigen Kenntnissen über die chemischen Processe im Muskel unvereinbar. Die Thatsache, dass das unoxydirbare saure Natriumphosphat ganz wie die Milchsäure wirkt, weist darauf hin, dass es sich nur um eine Säurewirkung handelt. Dies wird dadurch bestätigt, dass, wie RANKE fand (Tetanus

---

1 J. RANKE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 422; 1864. S. 320; Centralbl. f. d. med. Wiss. 1865. S. 18, 577; Tetanus S. 327. Leipzig 1865.

2 Bei dem Strychninversuche handelt es sich aber, wie ROEBER gezeigt hat (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870. S. 615), nicht um Ermüdung, sondern um eine Lähmung der intramusculären Nervenenden durch Strychnin, welche durch Entblutung beseitigt wird.

3 ROEBER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870. S. 615.

S. 403) auch alle andern Säuren wie Milchsäure wirken, und dass vorsichtige Neutralisation durch Einspritzung von kohlensaurem Natron die „Ermüdung" beseitigt. Im Grunde also folgt aus den Versuchen Ranke's, zumal wenn man eine Anzahl sehr weit gehender Theorien ausser Acht lässt, nichts weiter als eine Bestätigung der schon vorher bekannten Verderblichkeit aller Säuren für die Muskeln. Ranke unterscheidet zwar „ermüdende" und „lähmende" Stoffe, und versteht unter ersteren nur solche, die durch ihre „blosse Anwesenheit" wirken, also nichts Bleibendes ändern. Aber der Umstand, dass ein durch Milchsäure geschädigter Muskel eine Zeit lang durch Neutralisation noch reparirbar ist, beweist nur, dass die definitiv vernichtende Wirkung längere Zeit erfordert. Von hohem Interesse ist nur das, dass die Anstrengung des Muskels eine Säure, d. h. eine den Muskel schädigende Substanz producirt.

Für die Erklärung der gewöhnlichen Ermüdung ist nun übrigens diese Thatsache keineswegs mit irgendwelcher Sicherheit zu verwenden. Denn es fragt sich, ob der beständig und reichlich von stark alkalischem Blute durchströmte Muskel jemals freie Säure oder saure Salze enthalten kann, ob demnach dieselben irgend etwas mit dem Ermüdungsvorgang zu thun haben. Schon deshalb also ist der Ausdruck „ermüdende Stoffe" zu verwerfen; will man aber alle erregbarkeitsschädigenden Einflüsse ermüdend nennen, so muss auch der Stenson'sche Versuch, alle chemischen Schädlichkeiten, starke Dehnung u. dgl. so bezeichnet werden.

Die Ursache der Ermüdung lediglich in der Anhäufung schädlicher Stoffwechselproducte zu suchen, wäre ferner selbst dann, wenn die Mitwirkung letzterer erwiesen wäre, durchaus einseitig. Beruht die Ermüdung wirklich nur auf chemischen Veränderungen, welche durch die Thätigkeit bedingt sind, so kann an ihr ebensogut Mangel an Vorrath der zum Verbrauch kommenden, wie Anhäufung der producirten Stoffe Antheil haben. Die im nächsten Capitel anzuführenden Versuche über Wiederherstellung der Erregbarkeit ermüdeter Muskeln durch Injection arteriellen Blutes beweisen, dass z. B. Sauerstoffzufuhr ebensowohl erholend wirkt wie Milchsäureabfuhr. Specieller stellen sich von dieser Seite den Ranke'schen Versuchen die von Kronecker[1] gegenüber, welcher ermüdete Muskeln, die beständig mit verdünnter Kochsalzlösung durchströmt wurden, an Erregbarkeit und Kraft beträchtlich gewinnen sah, wenn der 1 proc. Kochsalzlösung 0,05 pCt. übermangansaures Kali beigemischt wurde, dessen Sauer-

---

1 Kronecker, Ber. d. sächs. Acad. 1871. S. 694.

stoffgehalt das Wirksame zu sein scheint. Indess gelang dieser Versuch nicht regelmässig, und der Gegenstand ist nicht weiter verfolgt worden.

Die allgemeinste und unverfänglichste Form nimmt die chemische Ermüdungstheorie an, wenn sie folgendermassen gefasst wird: Die Thätigkeit ändert die chemische Zusammensetzung des Muskels, gewisse Vorgänge stellen sie wieder her. Ermüdung ist wahrscheinlich die Folge eines Zurückbleibens der letzteren Vorgänge hinter dem ersteren, und Erholung die Wiederherstellung des normalen chemischen Zustandes. Näheres über die fraglichen Vorgänge und ihre wahrscheinlichen Beziehungen zur Ermüdung enthalten die folgenden Capitel und die Lehre vom Stoffwechsel der Muskeln.

Der Ermüdungs**schmerz** besteht höchst wahrscheinlich auf der Erregung der sensibeln Nerven des Muskels selbst (vgl. den 3. Band) durch den veränderten Zustand des Muskels, vielleicht durch gewisse Producte der Anstrengung.[1] Er verhindert, dass die Ermüdung gewisse, ohne Zweifel gefährliche, Grade überschreitet.

In den Versuchen von VAN MANSVELT (s. oben) stellte sich heraus, dass das Ermüdungsgefühl ein sehr unzuverlässiges Mass für die wirkliche, physicalisch feststellbare Ermüdung des Muskels ist.

---

## FÜNFTES CAPITEL.

# Die Lebensbedingungen des Muskels.

Die Erregbarkeit der Muskeln schwindet in der Leiche kurze Zeit nach dem Tode oder nach der Entfernung des Muskels aus dem lebenden Organismus. Die Erhaltung der Erregbarkeit ist also an gewisse mit dem Leben des Gesammtorganismus innig verknüpfte Bedingungen gebunden, deren Analyse der Gegenstand dieses Capitels ist. Es wird keiner Rechtfertigung bedürfen, dass die Lehre von den Bedingungen der Erregbarkeit hier, dem gewöhnlichen Brauche entgegen, getrennt worden ist von den im dritten Capitel enthaltenen Thatsachen über die Wirkungen fremder Agentien auf die Erregbarkeit.

---

1 HARLESS (Deutsche Klinik 1860. S. 162) schreibt das Ermüdungsgefühl der gebildeten Säure zu.

## I. Gesetze der Erregbarkeitsänderungen nach der Isolation des Muskels.

Die Erregbarkeit der Muskeln erhält sich nach dem Ausschneiden bei Amphibien[1] bedeutend länger als bei warmblütigen Thieren, oder mit andern Worten: der Muskel der Amphibie ist auf die zunächst unbekannten, an die Integrität des Gesammtorganismus geknüpften Bedingungen weniger streng und unmittelbar angewiesen, als der des Warmblüters. Die Zeiten des Ueberlebens lassen sich nur in Verbindung mit den näheren Bedingungen angeben, von welchen sie in hohem Grade abhängen.

Unmittelbar nach der Isolirung steigt zuerst die Erregbarkeit ein wenig, um dann continuirlich bis auf Null abzunehmen; jenes Ansteigen wird auch an entnervten Muskeln beobachtet, ist also eine Eigenschaft der Muskelsubstanz selbst.[2] Ueber die Curve des Abfalls der Erregbarkeit fehlt es an directen Untersuchungen, selbstverständlich müssten dieselben in möglichst seltenen Zuckungen bestehen, um den Einfluss der Ermüdung auszuschliessen, oder es müsste jedesmal nur die Reizschwelle aufgesucht werden. Soweit ich aus gelegentlichen Erfahrungen urtheilen kann, sinkt die Erregbarkeit, und wohl auch die Leistungsfähigkeit, anfangs schneller als später, also in einer gegen die Abscisse convexen Curve. Der ganze Ablauf ist beim Warmblüter mehr zusammengedrängt als beim Kaltblüter.

Von grossem Einfluss auf die Gesammtdauer des Ueberlebens, oder auf die Steilheit des Erregbarkeitsabfalls ist, wie schon früher (S. 99) erwähnt, die Temperatur, sowohl die des isolirten Muskels, als auch die des lebenden Thieres vor dem Tode. Beim Kaltblüter ist der Temperatureinfluss absolut, aber vielleicht nicht relativ, ausgiebiger als beim Warmblüter. du Bois-Reymond[3] sah Gastrocnemius- und Triceps-Exemplare vom Frosch, bei 0° aufbewahrt, noch 10 Tage nach dem Ausschneiden erregbar, während an heissen Sommertagen bekanntlich die Erregbarkeit schon früher als nach 24 Stunden, und

1 Oder gewissenhafter: bei Fröschen. Gewöhnlich sagt man statt Amphibien Kaltblüter; indess ist über das Verhalten der Fische sehr wenig bekannt; und Brown-Séquard (Journ. d. l. physiol. 1858. p. 358) bestreitet ausdrücklich die Angabe Nysten's (Recherches de physiologie etc. p. 356. Paris 1811), dass die Fischmuskeln länger überleben als Warmblütermuskeln. Der Ausdruck Kaltblüter schliesst ferner die Wirbellosen in sich, von denen aber manche ungemein rasch absterbende Muskeln besitzen.

2 Einige Stellen, in denen dies erwähnt wird, hat du Bois-Reymond zusammengestellt, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 303. (Ges. Abh. II. S. 225.)

3 du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 298. (Ges. Abh. II. S. 12.)

bei mittlerer Temperatur etwa am dritten Tage verschwunden ist. Für den Säugethiermuskel fehlt es in dieser Hinsicht an genügenden Erfahrungen. Umgekehrt lässt sich der Einfluss der prämortalen Temperatur beim Frosch nur aus der allgemeinen Erfahrung ableiten, dass nicht genügend kühl aufbewahrte Frösche vergängliche, schnell absterbende Muskeln liefern, während am Säugethier sorgfältigere Bestimmungen in der S. 99 angeführten Literatur über das künstliche Kaltblütigmachen existiren. So giebt ISRAEL (a. a. O.) an, dass er an so behandelten Thieren die directe Muskelerregbarkeit 6—8 Stunden nach dem Tode andauern sah, während für gewöhnlich dieselbe nur etwa 2½ Stunden erhalten bleibt.[1] Uebrigens ist in manchen Fällen, besonders am Herzen, noch viel längeres Ueberleben beobachtet worden, und zwar ohne künstliche Mittel. Z. B. sah PANUM[2] rudimentäre Herzpulsationen beim Kaninchen bis 15½ Stunden, VULPIAN[3] bei der Maus bis 46½, ja beim Hunde bis 96½ Stunden nach dem Tode (bei kaltem feuchten Wetter).

Die indirecte Muskelerregbarkeit schwindet stets beträchtlich früher als die directe (bei künstlich kaltblütig gemachten Kaninchen schon in 3—3½ Stunden, bei gewöhnlichen in 1 Stunde nach ISRAEL; M. ROSENTHAL[4] sah an menschlichen Leichen und amputirten Gliedern die directe Erregbarkeit in 1½—3 Stunden, die indirecte viel früher verschwunden; nach Erfahrungen an Hingerichteten erhält sich die indirecte Erregbarkeit ½—1½ Stunden.[5] Weiter unten werden sich noch einige analoge Erfahrungen ergeben. Dem entsprechend schwindet auch die Erregbarkeit für kurzdauernde Ströme früher als die für Kettenströme (vgl. S. 97).

BROWN-SÉQUARD[6] giebt folgende, wohl kaum sehr zuverlässige Tabelle für das Maximum der Ueberlebensdauer:

| | | |
|---|---|---|
| Meerschweinchen | 8 | Stunden |
| Kaninchen . . | 8½ | „ |
| Schaf . . . . | 10¼ | „ |
| Hund . . . . | 11¾ | „ |
| Katze . . . . | 12½ | „ |

Nicht alle Muskeln des gleichen Thieres sterben gleich schnell

1 Nach BERNARD, Leçons sur les effets des substances toxiques etc. p. 116, 127. Paris 1857, macht auch langsamer Tod durch Sauerstoffmangel die Thiere wie kaltblütig, so dass ihre Muskeln auffallend lange überleben.

2 PANUM, Bibl. for Läger X. p. 46. 1858. (Schmidt's Jahrb. C. S. 148.)

3 VULPIAN, Gaz. méd. d. Paris 1858. p. 479, 515.

4 M. ROSENTHAL, Wiener med. Presse 1872. No. 18, 19; Jahrb. d. Ges. d. Aerzte in Wien 1872. S. 389, wo auch viele Literaturangaben.

5 Vgl. z. B. KÖLLIKER, Ztschr. f. wissensch. Zool. III. S. 45. 1851.

6 BROWN-SÉQUARD, Journ. d. l. physiol. 1858. p. 355.

ab. Nach DU BOIS-REYMOND[1] halten sich z. B. von den Froschmuskeln Gastrocnemius und Triceps femoris 10 mal länger am Leben als Gracilis und Semimembranosus; da weder die Masse der letzteren wesentlich kleiner ist als die der ersteren, noch die bei der Präparation der letzteren unvermeidlichen Verletzungen beschuldigt werden können (denn absichtlich stark verletzte Gastrocnemien leben doch länger), so kann die Ursache nur an dem verschiedenen Bau und physiologischen Querschnitt (S. 61) der Muskeln liegen. Vgl. auch Cap. 6 über die Reihefolge der Todtenstarre.

## II. Die Abhängigkeit der Erregbarkeit von Kreislauf und Athmung.

Den eigentlichen Schlüssel für die Aufsuchung derjenigen Momente, welche die Erregbarkeit während des Lebens unterhalten, liefert der sog. STENSON'sche Versuch.[2] Wird einem warmblütigen Thiere die Aorta abdominalis unterbunden, so werden die Hinterbeine in kurzer Zeit gelähmt; wird der Blutstrom vor völliger Erstarrung (s. unten) wieder zugelassen, so kehrt die Bewegungsfähigkeit in kurzer Zeit wieder. Auch an den Arterien einzelner Muskeln war schon vor HALLER der Versuch mit gleichem Erfolge angestellt worden. An kaltblütigen Thieren gelingt er nicht so gut. Die Muskeln derselben sind zwar von der Erhaltung des Kreislaufs durchaus nicht unabhängig, aber es bedarf zu langer Zeit, damit die Wirkungen der Unterbrechung deutlich hervortreten; KÜHNE[3] sah trotzdem deutliche Resultate.

Wie beim ausgeschnittenen Muskel (s. oben), so schwindet auch beim circulationslosen die indirecte Erregbarkeit lange vor der directen. Die Schnelligkeit der Lähmung erscheint durch unreines Versuchsverfahren (s. unten) häufig viel zu gross. Während LONGET[4] schon nach 15 Min. die indirecte Erregbarkeit vermisste, verschwindet nach STANNIUS[5] bei sorgfältiger Unterbindung die indirecte Erregbarkeit etwa nach 1, die directe erst nach 4—5 Stunden vollkommen. Schliesslich tritt die später zu besprechende Todtenstarre ein. —

---

1 DU BOIS-REYMOND, a. a. O.; ferner ebendaselbst 1867. S. 610 und Arch. f. Anat. u. Physiol. 1871. S. 604. (Ges. Abh. II. S. 329, 399.)

2 HALLER (Elementa physiologiae IV. p. 544) citirt als Quelle das Werk von STENONIUS, Myolog. spec. p. 87; giebt aber an, dass SWAMMERDAM, de respir. p. 62, schon vor STENSON den Versuch angestellt hat.

3 KÜHNE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 761.

4 LONGET, Compt. rend. XIII. p. 1066. 1841.

5 STANNIUS, Arch. f. physiol. Heilk. 1852. S. 1; vgl. auch KÜHNE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 477; RANKE, ebendaselbst 1863. S. 422.

Dem Sinken der Erregbarkeit geht wie beim ausgeschnittenen Muskel eine Steigerung voraus.[1]

Statt die Bauchhöhle zu öffnen, stellt man den STENSON'schen Versuch häufig so an, dass man die Aorta durch die Bauchdecken hindurch mittels eines eisernen Compressoriums comprimirt.[2] Dies Verfahren hat den Nachtheil, dass die Bauchdecken stark verzogen und gespannt und dadurch die Bewegungen der Hinterbeine behindert werden, so dass man über den Eintritt der Lähmung nicht sicher genug urtheilen kann. DU BOIS-REYMOND[3] hat ein Verfahren angegeben, um die Wirbelsäule zu umstechen und so ein starkes Band herumzuführen, mit welchem man die Aorta gegen sie comprimiren kann; die troicartartig in einer Scheide steckende halbkreisförmige Nadel wird während ihres Weges durch das Abdominallumen in die Scheide zurückgezogen. Bei beiden Arten der Compression liegt aber die Gefahr nahe, dass die Wirbelsäule selbst, besonders bei jungen Thieren, deformirt und das Mark comprimirt wird. SCHIFFER[4] hat ferner darauf hingewiesen, dass die gewöhnliche Form des STENSON'schen Versuches, bei der die Lähmung schon nach wenigen Minuten eintritt, ein unreines Experiment ist, da der schnelle Eintritt der Lähmung nicht vom Muskel sondern von der Circulationsunterbrechung im Lendenmark herrührt. Will man nur die Muskeln lähmen, so muss man die Aorta ganz unten an der Theilungsstelle, oder noch besser einzelne Muskelarterien verschliessen. Auch ist, wie STANNIUS (a. a. O.) gezeigt hat, auf die Collateralen zu achten; es ist daher gut, neben der Aorta auch beide Crurales zu unterbinden.

Es kann nun die Frage entstehen, ob die Anämie oder die Circulationslosigkeit die eigentliche Ursache des Verlustes der Erregbarkeit ist. Für die letztere Alternative entscheidet schon der Umstand, dass der STENSON'sche Versuch auch gelingt, wenn man vor den Arterien die Venen unterbunden hat, so dass die Arterienligatur keine Anämie machen kann. Wahrscheinlich würde es auch gelingen durch blosse Venenunterbindung die Muskeln unerregbar zu machen, wenn wirklich alle Abflüsse verschlossen werden; die Schwierigkeit des letzteren Umstandes erklärt die negativen Resultate.[5] Endlich unterliegt es keinem Zweifel, dass ein ausgeschnittener Muskel auch abstirbt, wenn seine Gefässe prall mit Blut erfüllt sind.

---

1 Vgl. LUDWIG & A. SCHMIDT, Ber. d. sächs. Acad. 1868. S. 12; SCHMULEWITSCH, Protok. d. russ. Naturforscherve rs. in Moskau 1876 (nach HOFMANN & SCHWALBE's Jahresber. pr. 1876. II. S. 21).

2 Vgl. SCZELKOW, Sitzungsber. d. Wiener Acad. XLV. S. 171; Ztschr. f. rat. Med. (3) XVII. S. 106. 1862.

3 DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 639.

4 SCHIFFER, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1869. S. 579, 593.

5 HALLER (Elementa physiologiae IV. p. 546) führt an, dass VIEUSSENS und POZZI (nach Unterbindung der Cava inf.) negative, dagegen BATTIE, KAAUW und ASTRUC positive Resultate erhalten haben. LONGET (a. a. O.) sah 26 Stunden nach Unterbindung der Cava noch keine Veränderung.

Immerhin mag es für den Grad und die Dauer der Erregbarkeit eines Muskels nicht ganz gleichgültig sein, ob er bei aufgehobener Circulation Blut enthält oder nicht. Von Erfahrungen, welche hierfür sprechen, ist anzuführen, dass manche Beobachter[1] beim STENSON'schen Versuch die Erregbarkeit später schwinden sahen, wenn ausser der Aorta auch die Vena cava verschlossen wurde, dass ferner ETTINGER[2] unter Leitung von HARLESS ausgeschnittene bluthaltige Froschmuskeln länger erregbar bleiben sah, als blutleere, obgleich letztere eine Zeit lang einen höheren Grad von Erregbarkeit und grössere Kraft besassen; HARLESS schreibt dies der Neutralisation der Milchsäure durch das Blut zu, welche als beständiger Reiz die Erregbarkeit steigere. Auch J. RANKE[3] fand die Erregbarkeit bluthaltiger Muskeln dauerhafter als die blutleerer und ROEBER[4] sah die electromotorische Kraft des Muskelstroms in blutreichen (circulationslosen) Muskeln höher als in blutarmen. TIEGEL[5] legt für reine Versuche an ausgeschnittenen Muskeln grossen Werth darauf, dass sie (durch Injection indifferenter Flüssigkeit) von allen Blutresten befreit seien und scheint anzunehmen, dass selbst kleine Blutreste in chemischer Weise die Leistung des Muskels beeinflussen können, obgleich die wirklich greifbaren Unterschiede, die er gefunden hat, weit mehr auf den Einfluss der Circulation als auf den des Blutgehalts sich beziehen. Vom Einfluss des Blutreichthums im durchströmten Muskel wird später die Rede sein.

Wie der STENSON'sche Versuch die Erregbarkeit des Muskels im lebenden Organismus durch Unterbrechung des Blutstroms vernichtet, so kann umgekehrt im ausgeschnittenen Muskel die Erregbarkeit durch arterielles Blut, besonders künstlichen Ersatz des Kreislaufs, wieder hergestellt oder von vorn herein erhalten werden. Versuche der ersteren Art sind im Grunde zuerst von A. v. HUMBOLDT[6] und KAY[7], neuerdings besonders von BROWN-SÉQUARD und STANNIUS angestellt worden, welche letzteren freilich meinten durch Injection von arteriellem Blute in die Gefässe todte und starre Muskeln wieder belebt zu haben, in Wirklichkeit aber, wie im folgenden Capitel gezeigt wird, nur die fast erloschene Erregbarkeit wieder auffrischten und erhielten. Einen wirklichen künstlichen Kreislauf aber stellten zuerst LUDWIG & A. SCHMIDT[8] her, indem sie durch den Biceps femoris und Semitendinosus des Hundes

1 Vgl. DU BOIS-REYMOND, a. a. O.

2 ETTINGER, Relationen zwischen Blut und Erregbarkeit der Muskeln. Nürnberg 1860. (Nach MEISSNER's Jahresber. pr. 1859. S. 472.) Vgl. auch HARLESS, Sitzungsber. d. bayr. Acad. 1860. S. 93.

3 RANKE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 422.

4 ROEBER, ebendaselbst 1869. S. 231.

5 TIEGEL, Ber. d. sächs. Acad. 1875. S. 95, 116, 127.

6 A. v. HUMBOLDT, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser II. S. 263. Posen u. Berlin 1797.

7 J. P. KAY, Journ. d. progrès d. sc. et instit. méd. X. u. XI. 1828; Treatise on asphyxia. 1834.

8 LUDWIG & A. SCHMIDT, Ber. d. sächs. Acad. 1868. S. 12.

defibrinirtes arterielles Blut des gleichen Thieres unter Quecksilberdruck (40—60 mm.) hindurchtrieben und das venös gewordene stets wieder arterialisirten. Es gelang ihnen die Erregbarkeit bis 20 Stunden nach dem Tode zu erhalten; die Kraft der Muskeln war jedoch nur gering.

Nach Brown-Séquard [1] erhält sich die Fähigkeit durch arterielles Blut wieder erregbar zu werden um so länger nach dem Verlust der (vermeintlich) letzten Spur von Erregbarkeit, je länger letztere nach dem Tode persistirte (vgl. die Tabelle oben S. 127). Es konnten wiederhergestellt werden die Muskeln von

| | | |
|---|---|---|
| Taube . . . . . . . | 1 | Stunde nach Aufhören d. Err. |
| Junges Kaninchen . . | $1\,^3/_4$ | Stunden „ „ „ „ |
| Meerschweinchen . . | 2 | „ „ „ „ „ |
| Erwachsenes Kaninchen | $2\,^1/_2$ | „ „ „ „ „ |
| Frosch . . . . . . | $3\,^1/_4$ | „ „ „ „ „ |
| Mensch . . . . . . | 3—4 | „ „ „ „ „ |
| Katze . . . . . . . | $3\,^1/_2$ | „ „ „ „ „ |
| Hund . . . . . . . | 6 | „ „ „ „ „ |

Es unterliegt also keinem Zweifel, dass das Absterben ausgeschnittener Muskeln lediglich der Aufhebung des Kreislaufs zuzuschreiben ist.

Der erhaltende Einfluss des Kreislaufs könnte nun entweder in der Erwärmung, oder in der Zu- und Abfuhr gewisser Stoffe begründet sein. Die erstere Möglichkeit erledigt sich sofort dadurch, dass es nicht gelingt ausgeschnittene oder Leichenmuskeln durch blosses Warmhalten erregbar zu erhalten (im Gegentheil wird dadurch das Absterben beschleunigt (s. oben S. 126), dass ferner Ludwig & Schmidt bei ihren Durchströmungsversuchen Blut von gewöhnlicher Temperatur ebenso wirksam fanden, als solches von 35°—40° C.

Welche Stoffe sind es nun, deren Zu- oder Abfuhr der Muskel nicht entbehren kann, um erregbar zu bleiben?

Bei Weitem das Hauptmoment in der conservirenden Rolle des Kreislaufes bildet die durch ihn vermittelte Athmung des Muskels. Die vollständige Darstellung derselben auf den Abschnitt über den Stoffwechsel der Muskeln verweisend, wollen wir hier nur ihren Zusammenhang mit der Erregbarkeit erörtern.

A. v. Humboldt [2] und Creve (cit. von Humboldt, a. a. O.) beobachteten zuerst, dass ausgeschnittene Froschmuskeln in Sauerstoffgas länger erregbar bleiben, als in Luft, Wasserstoff oder Kohlensäure, und dass die Unterschiede namentlich in der Wärme stark

[1] Brown-Séquard, Journ. d. l. physiol. 1858. p. 360.

[2] A. v. Humboldt, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser II. S. 282. 1797.

hervortreten. G. LIEBIG[1] bestätigte später diese Angabe mit der Einschränkung, dass die längere Erregbarkeit in Sauerstoff, im Vergleich mit Luft, nur bei bluthaltigen Muskeln hervortritt. Da LIEBIG gleichzeitig im ausgeschnittenen entbluteten Muskel eine respiratorische Wechselwirkung mit der Atmosphäre feststellte, lag der Schluss nahe, dass diese letztere für die Erhaltung der Erregbarkeit von Bedeutung sei.

Später fand ich[2], dass der Einfluss des Sauerstoffs auf den ausgeschnittenen Froschmuskel bedeutend überschätzt worden war. Nicht allein zeigte sich derselbe vermeintlich respiratorische Gaswechsel auch an todtenstarren und noch mehr an faulenden Muskeln, sondern es zeigte sich auch, dass in wirklich reinen indifferenten Gasen (Kohlensäure zählt nicht zu diesen, vgl. S. 105, 123) und besonders im Vacuum, der Muskel ebenso lange, unter Umständen sogar länger erregbar bleibt als an der Luft. Der ausgeschnittene Muskel ist nämlich einer physiologischen Wechselwirkung mit der Atmosphäre, welche nur durch die Oberfläche vermittelt werden kann, nur in sehr geringem, kaum nachweisbarem Grade fähig, während die Berührung der Luft mit der Oberfläche an derselben zerstörende, mit Gaswechsel verbundene[3] Wirkungen äussert, deren erregbarkeitsschädigender Einfluss den geringen erhaltenden Einfluss des Sauerstoffs besonders bei dünnen Muskeln übercompensiren kann.

Ganz anders ist es bei der natürlichen Circulation. Hier findet zwischen dem das Innere des Muskels überall berührenden Blute und der Muskelsubstanz ein lebhafter respiratorischer Gasaustausch statt, dessen Gesetze LUDWIG mit SCZELKOW und A. SCHMIDT (a. aa. Oo.) untersucht hat, und hier lässt sich auch mit Sicherheit der erregbarkeitserhaltende Einfluss des Sauerstoffs constatiren. Die Durchleitung sauerstofffreien Blutes in den obigen Versuchen liess den Muskel ebenso schnell absterben, als wenn gar keine künstliche Durchströmung stattfand. Dass venöses Blut die Erregbarkeit der Muskeln nicht wie arterielles unterhält, hat schon BICHAT[4] gefunden.

Hiermit ist bewiesen, dass das Wesentliche beim STENSON'schen Versuch und beim Absterben des ausgeschnittenen Muskels die Unterbrechung des respiratorischen Gaswechsels ist, und es kann sich nur noch fragen, welchen Antheil die Sauerstoffzufuhr

---

1 G. LIEBIG, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 393.

2 HERMANN, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, ausgehend vom Gaswechsel derselben S. 28, 43. Berlin 1867.

3 Dieser Zehrungsgaswechsel wurde später auch von LUDWIG & SCHMIDT bei künstlicher Durchströmung todter Muskeln bestätigt.

4 BICHAT, Anatomie générale. Uebers. von PFAFF. II. 1. S. 226. Leipzig 1803.

und welchen die Kohlensäureabfuhr habe. Versuche, in welchen diese beiden Acte getrennt wurden, existiren für die Blutdurchströmung noch nicht. Nach den Erfahrungen an Froschmuskeln in Kohlensäure, in indifferenten Gasen und im Vacuum muss man schliessen, dass die Kohlensäure einen direct schädigenden Einfluss hat, so dass eine ihrer beständigen Production entsprechende beständige Entfernung unentbehrlich ist. Ganz anders verhält es sich mit der Sauerstoffzufuhr, die zur Integrität des Muskels auf die Dauer nicht entbehrt werden kann. Es ist kaum zweifelhaft, dass auch andere vom Blute zugeführte Nährstoffe eine ähnliche Rolle spielen; wie auch umgekehrt die Abfuhr anderer Producte des Muskels, neben der der Kohlensäure, für die Erhaltung der Erregbarkeit von Nöthen ist; aber experimentell ist hierüber noch nichts festgestellt; hierzu wären Durchströmungsversuche mit Blut, dem gewisse Stoffe entzogen sind, oder das mit gewissen Stoffen überladen ist, erforderlich.[1]

Das wesentliche Resultat des Vorstehenden lässt sich also in die Worte zusammenfassen: Der Muskel kann, um erregbar zu bleiben, die Zufuhr von Sauerstoff (und zwar zu allen Theilen seines Innern) nur eine gewisse Zeit lang entbehren; diese Zeit ist bei Kaltblütern und künstlich kaltblütig gemachten Thieren, ferner in niederer Temperatur, länger, für die Muskelsubstanz selbst länger als für die intramusculären Nervenenden oder wenigstens für die Uebertragung der Erregung von ihnen auf die Muskelsubstanz. Die Erregbarkeit wird, wenn die genannte Bedingung aufgehoben ist, nicht unmittelbar vermindert, sondern zunächst erhöht; die letztere Thatsache ist viel unerklärlicher als die ersteren.

## III. Die Regulirung der Zufuhr arteriellen Blutes.

Ludwig & Sczelkow (a. a. O.) machten im Jahre 1861 die wichtige Entdeckung, dass die Gefässe des Muskels bei der Contraction sich erweitern, so dass das Blut mit erhöhter Geschwindigkeit hindurchfliesst.[2] Eine ähnliche mit der Erregung verbundene Strombeschleunigung war kurz vorher von Bernard an mehreren Drüsen entdeckt worden. Die regulatorische Bedeutung dieser Einrichtung liegt auf der Hand; die Anstrengung ist für den Muskel mit der dop-

---

1 Nur am Herzen sind neuerdings eine Reihe einschlägiger Untersuchungen angestellt worden, die aber nicht reine Muskelwirkungen betreffen (vgl. Band IV.).

2 Schon 1795 hatte Brandis (Versuch über die Lebenskraft S. 125. Hannover 1795) einen Blutandrang zu den bewegten Muskeln vermuthet; Becquerel & Breschet, Edwards, Ziemssen u. A. hatten im gleichen Sinne die Temperaturerhöhung contrahirter Muskeln gedeutet (vgl. d. 7. Capitel).

pelten Gefahr verbunden, an Stoffen, die er bei der Contraction verbraucht (besonders an Sauerstoff), Mangel zu leiden, und mit anderen, welche die Contraction liefert (z. B. Kohlensäure) überladen zu werden. Die Strömungsbeschleunigung vermindert oder beseitigt beide Gefahren. Dass ferner das zugeführte Blut, trotz der Veränderungen, die es im Muskel erleidet, beständig normale Beschaffenheit wiedergewinnt, namentlich stets arteriell bleibt, ist durch die regulatorischen Einrichtungen andrer Organe, besonders des Athmungsapparates, gesichert.

Ludwig verfolgte mit seinen Schülern Sadler[1], Genersich[2], Hafiz[3] und Gaskell[4], letzterer später auch selbstständig am Frosche, die genannte Arteriendilatation weiter. Sie beruht auf einer gleichzeitig mit der der motorischen Nerven erfolgenden Erregung besonderer gefässerweiternder Fasern, welche neben gefässverengenden dem Nervenstamm des Muskels beigemischt sind; beide Fasergattungen, von denen die verengende die schwächer entwickelte oder weniger wirksame scheint, stammen aus dem Rückenmark. Die Versuche, welche wesentlich auf Messung der aus der Vene ausfliessenden Blutmengen beruhen (am Frosche sah jedoch Gaskell die Dilatation auch unter dem Microscop und zwar auch ohne Kreislauf), werden dadurch complicirt, dass die Erregung der gefässerweiternden Fasern eine beträchtliche Nachwirkung hat, dass ferner im nicht curarisirten Muskel die Contraction eine mechanische Einwirkung auf gewisse Gefässabschnitte ausübt, so dass ausser der erhöhten Strömungsgeschwindigkeit während und nach der Reizung noch beobachtet wird: im Beginn des Tetanus eine kurze mechanische Auspressung von Blut, und am Schluss ein vorübergehendes Minus von Ausfluss, in Folge der Freigebung comprimirter Lumina, die nun zu ihrer Füllung einen Theil des Blutes beanspruchen. Andre Schwierigkeiten ergeben sich, wie in allen Versuchen über gefässerweiternde Nerven, aus der stets gleichzeitigen Reizung der beiden antagonistischen Fasergattungen. Die auspressende, also verengende Wirkung der Contraction betrifft ohne Zweifel solche Gefässgebiete, deren Weite für den Widerstand der Strömung ohne merklichen Einfluss sind; sonst wäre die vorherrschende Beschleunigung unerklärlich. Das Detail der Versuche gehört in die Physiologie des Gefässsystems.

---

1 Sadler, Ber. d. sächs. Acad. 1869. S. 189.
2 Genersich, ebendaselbst 1870. S. 142.
3 Hafiz, ebendaselbst 1870. S. 215.
4 Gaskell, ebendaselbst 1876. S. 45; Centralbl. f. d. med. Wiss. 1876. S. 557; Studies of the physiol. labor. Cambridge III. p. 132. 1877 (auch Journ. of anat. and physiol. XI.); Journ. of physiol. I. p. 108, 262. 1878.

Während bei den Reizungen der Muskelnerven stets erweiternde und verengende Gefässnerven zusammen gereizt werden, ist der Vorgang bei der natürlichen Muskelerregung möglicherweise ein ganz anderer. Ueberhaupt ist über den centralen Nervenmechanismus, durch welchen sich die Gefässerweiterung mit der Muskelerregung vergesellschaftet, noch nichts ermittelt.

Auch directe Muskelreizung übt, wie TIEGEL[1] an curarisirten Fröschen gefunden hat, einen grossen Einfluss auf den Zustand der Muskelgefässe aus, und modificirt dadurch wesentlich die oben S. 116 besprochenen Ermüdungserscheinungen. Solche Muskeln röthen sich in Folge der Reizungen immer mehr, bis zur Extravasatbildung, gleichzeitig wachsen die Hubhöhen sowohl bei maximalen wie bei untermaximalen Reizen weit über ihren ursprünglichen Betrag, um dann langsam abzunehmen. Bei minimalen Reizen tritt weder Gefässerweiterung noch Wachsthum der Zuckungen ein. In diesen Thatsachen liegt ein Beweis, dass nicht allein die Blutzufuhr an sich, sondern auch die Gefässerweiterung ein wesentliches Moment für Steigerung der Leistungen und Hemmung der Ermüdung in sich trägt.

Gelegentlich der Durchströmungsversuche von LUDWIG & SCHMIDT, sowie bei den citirten Untersuchungen von SADLER, HAFIZ, GENERSICH u. A. zeigte sich noch die Wirksamkeit eines Momentes, welches durch spätere Untersuchungen von MOSSO, S. MAYER, LUCHSINGER u. A. als allgemeiner gültig erkannt worden ist (vgl. Band IV.), nämlich der directe Einfluss dyspnoischer Zustände auf die Gefässe. Der Widerstand, welchen die Muskelgefässe dem einströmenden Blute entgegensetzen, ist nicht allein vom Erregungszustande der Nerven, sondern auch von der Beschaffenheit des Blutes abhängig; venöses Blut findet viel grösseren Widerstand als arterielles und erst im todten Muskel schwinden diese und eine Anzahl anderer, gelegentlich auftretender Widerstandsschwankungen.

## IV. Einfluss des Nervensystems, sowie des Gebrauchs und Nichtgebrauchs.

Eine genetische Abhängigkeit der Muskeln vom Nervensystem wird eindringlich durch die Thatsache bewiesen, dass bei Defect gewisser Theile des Centralnervensystems auch die von ihnen abhängigen Nerven und animalischen Muskeln vollständig fehlen.[2] Trotzdem bewahren die Muskeln nach experimenteller oder pathologischer Trennung von den Centralorganen noch lange Zeit ihre Erregbarkeit, und zwar auch dann noch, wenn das mit ihnen verbundene Nervenstück vollständig degenerirt ist (vgl. hierüber den II. Band). Diese durch

1 TIEGEL, Ber. d. sächs. Acad. 1875. S. 81.
2 Vgl. E. H. WEBER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1851. S. 547.

zahlreiche Untersuchungen[1] festgestellte Erfahrung spielte, wie oben S. 81 erwähnt, eine gewisse Rolle in der Frage der directen Muskelirritabilität. Obgleich nun die letztere längst nicht mehr zweifelhaft ist, muss eine analoge weitere Frage aufgeworfen werden, nämlich ob die Muskeln die Entnervung auf die Dauer ohne Schaden ertragen können, oder ob ein continuirlicher erhaltender Einfluss des Nervensystems existirt, etwa vergleichbar demjenigen welchen die Centra auf die Nerven selbst ausüben.

Zunächst ist, bei erhaltener Verbindung mit dem Centrum, ein Einfluss der selteneren oder häufigeren Inanspruchnahme der Muskeln auf die Beschaffenheit derselben durch alltägliche Erfahrungen erwiesen. Wenig gebrauchte Muskeln nehmen an Volumen und Kraft ab, stark gebrauchte zu. Je nach der vorwiegenden Beschäftigung sind gewisse Muskelgruppen stark, andere schwach entwickelt, die Armmuskeln überwiegen beim Schmiede, die Beinmuskeln beim Tänzer. Die allgemeine Muskelschwäche des Stubengelehrten könnte vielleicht, statt aus mangelnder Uebung, aus einem nachtheiligen Einfluss der Lebensweise auf den allgemeinen Ernährungszustand abgeleitet werden, aber die vorhergehenden Beispiele lehren, dass wirklich die Häufigkeit und Energie der Contractionen die Beschaffenheit des Muskels mächtig beeinflusst, und dies wird durch die Wirkung systematischer Muskelübungen (Turnen und „Trainiren") bestätigt. Eine ausreichende Erklärung dieses Einflusses fehlt; am nächsten liegt die Annahme, dass die mit den Contractionen verbundene periodische Hyperämie, sowie die mechanische Einwirkung der Dehnungen die Mittelglieder bilden.

Die Abtrennung vom Centrum durch Durchschneidung oder sonstige Läsion des Nerven muss hiernach schon wegen des Wegfalls der Contractionen den Muskel allmählich schwächer und dünner machen; indessen könnten die centralen Contractionen durch künstliche Reizungen (Electrotherapie) ersetzt werden. Allein in allen Fällen unterliegt auch dann der entnervte Muskel mit der Zeit tieferen Veränderungen, die mit vollständigem Verluste der Erregbarkeit und der normalen Structur endigen[2]; ein degenerativer Process

1 Die Literatur s. oben S. 82.

2 Die Abmagerung gelähmter Glieder ist schon seit Jahrhunderten bekannt. Die Unerregbarkeit von Muskeln, deren Nerven vor langer Zeit durchschnitten sind, scheint zuerst von FOWLER 1796 erwähnt zu sein; vgl. MONRO & FOWLER, Abhandlung über thierische Electricität und ihren Einfluss auf das Nervensystem (anonyme Uebersetzung) S. 137. Leipzig 1796; VALENTIN, De functionibus nervorum cerebralium, etc. p. 124. Bern u. St. Gallen 1839; VALENTIN wird in MÜLLER's Physiologie als Entdecker der degenerativen Faserveränderung angeführt; vgl. ferner REID, Edinb. monthl. journ. of med. sc. 1841. I. p. 320; letzterer lehrte zuerst die Entartung durch künstliche Reizung zu verzögern.

tritt ein, das Volumen des Muskels nimmt ab und der Muskel verwandelt sich schliesslich in einen dünnen bindegewebigen Strang (Atrophie); ja es scheint sogar, dass die Degeneration, welche in der zweiten Woche microscopisch erkennbar wird, einen streng typischen Verlauf einhält, der durch künstliche Erregungen kaum beeinflusst wird. Die Degeneration durch Entnervung ist also ein völlig anderer Process als die Abnahme durch mangelnde Uebung.[1]

Physiologische Veränderungen im gelähmten Muskel sind schon etwa eine Woche vor den morphologischen nachweisbar; schon gegen den dritten oder vierten Tag nämlich zeigt sich herabgesetzte Erregbarkeit für alle directen und indirecten[2] Reize, später erhöht sich die Erregbarkeit für direct applicirte Schwankungen constanter Ströme, selbst über die Norm, neben der bereits oben S. 95 f. besprochenen relativen Unempfänglichkeit für kurzdauernde und Inductionsströme[3], ferner eine erhöhte Empfindlichkeit für directe mechanische Reizung, welche an Thieren schon allgemein von Engelhardt[4], Brown-Séquard[5] u. A., am Menschen zuerst gleichzeitig von Erb[6] und Hitzig[7] bemerkt worden ist.[8] Endlich sinkt die Erregbarkeit wieder und schwindet definitiv. Das Maximum der erhöhten Erregbarkeit fällt etwa in die 7. Woche, der vollständige Verlust tritt erst nach 6—7 Monaten ein.

Ausser den Veränderungen der Erregbarkeit sind auch Erregungserscheinungen an Muskeln deren Nerven durchschnitten

1 Bezüglich der Anatomie der Muskeldegeneration muss auf die pathologische Literatur verwiesen werden; eine Uebersicht giebt Erb, v. Ziemssen's Handb. d. Pathologie XII. 1. S. 378. 1874.

2 Die indirecte Erregbarkeit soll nach Einigen anfangs zunehmen; Ziemssen & Weiss (Deutsch. Arch. f. klin. Med. IV. S. 579. 1868) fanden jedoch am Kaninchen, dass dies nur auf zunehmender Leitungsfähigkeit der Haut beruht.

3 Etwas abweichend von den deutschen Angaben über diese Puncte sind die Angaben von Vulpian, Arch. d. physiol. norm. et pathol. II. p. 558. 1869; IV. p. 215, 380, 639, 743. 1871—72.

4 Engelhardt, De vita musculorum p. 41. Bonn 1841.

5 Brown-Séquard, Journ. d. l. physiol. 1859. p. 77.

6 Erb, Verh. d. naturh.-med. Ver. zu Heidelberg IV. S. 116. 1867; Deutsch. Arch. f. klin. Med. IV. S. 242. 1868.

7 Hitzig, Arch. f. path. Anat. XLI. S. 301. 1867.

8 Erb fand in diesem Stadium auch verlangsamten Verlauf der Zuckung, und ferner Abweichungen vom Zuckungsgesetz, indem die Anode bei der Schliessung und die Cathode bei der Oeffnung erregende Wirkungen gewinnen und die Anodenwirkung die der Cathode übertrifft. Es ist daran zu denken, dass, wenn der Faserinhalt kein Continuum mehr bildet, sondern durch veränderte unerregbare Partien getrennt ist, in den disseminirten erregbaren Theilen Anode und Cathode stets unmittelbar zusammenliegen, also das Zuckungsgesetz sich nicht mehr ordentlich geltend machen kann, etwa wie in normalen Muskeln bei querer Durchströmung. Ziemssen & Weiss (a. a. O.) geben freilich an, dass die Wirkung der Pole sich geradezu umkehre, wofür eine Erklärung vor der Hand nicht gegeben werden könnte. Vulpian (a. a. O. IV. p. 258, 652) konnte diese Angaben nicht bestätigen. Die Verlangsamung der Zuckung ist eine Annäherung an den Ermüdungszustand und an niedere Muskelformen.

worden, beobachtet, haben aber bisher auffallend wenig Beachtung gefunden. SCHIFF[1] beschrieb zuerst beständige undulirende Bewegungen oder fibrilläre Zuckungen, die man namentlich schön an der Zunge nach Hypoglossus- und an den Barthaaren nach Facialis-Durchschneidung beobachten kann. Sie beginnen schon am dritten, nach BIDDER[2] erst am achten bis zehnten Tage[3] nach der Durchschneidung, und halten sehr lange, oft Monate hindurch an. Eine analoge pathologische Beobachtung an paralytischen Muskeln scheint zu fehlen. Ob diese merkwürdige Erscheinung von den degenerirenden Nerven ausgeht (wie BIDDER vermuthet, während SCHIFF dagegen die lange Dauer der Erscheinung geltend macht) oder auf der abnorm erhöhten Erregbarkeit der degenerirenden Muskeln beruht (s. oben), welche dann vielleicht durch die Circulation gereizt werden, können erst weitere Untersuchungen entscheiden.[4] Es ist schwer hierbei nicht an die von BERNARD entdeckte paralytische permanente Secretion der Submaxillardrüse nach Durchschneidung der Chorda zu denken. Ueber das Verhalten der paralytischen Undulationen bei Nervenreizungen s. den II. Band dieses Handbuchs, Cap. 3.

Ein beständiger erhaltender Einfluss des Nervensystems auf die Muskeln ist durch diese Thatsachen erwiesen, so viel auch noch zu ihrem Verständniss fehlt. Noch eine hierhergehörige neuere Beobachtung ist endlich zu erwähnen. Wie im 8. Capitel näher erörtert wird, sah ENGELMANN[5] an subcutan durchschnittenen Muskeln den Strom des künstlichen Querschnitts allmählich wieder verschwinden; zu diesem reparatorischen Vorgang ist aber nicht allein Erhaltung der Circulation, sondern auch Integrität der nervösen Verbindung mit dem Centralorgan Bedingung.

Nach den Beobachtungen von LONGET (s. die Citate oben S. 82) schien es, als ob die eigentlichen motorischen Fasern keine Bedeutung für die Erhaltung des Muskels haben; er gab nämlich an, dass nur die Durchschneidung gemischter Nerven, wie des Ischiadicus, Unerregbarkeit und Entartung der Muskeln nach sich ziehe, während die Durchschneidung des rein motorischen Facialis die Muskeln mindestens 3 Mo-

1 SCHIFF, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie S. 177. Lahr 1858—59; Molesch. Unters. X. S. 82. 1865; R. Accad. dei Lincei. ser. 3. I. Sep.-Abdr. 1877.

2 BIDDER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865. S. 249.

3 Nach Versuchen, welche die Herren BLEULER & LEHMANN unter meinen Augen angestellt haben, ist für die Zunge des Kaninchens und des Hundes kein Zweifel über den Eintritt der Undulationen schon am 3. Tage.

4 Folgende Resultate der Arbeit von BLEULER & LEHMANN mögen hier noch Platz finden: Die Undulationen dauern auch nach Unterbindung der Arterie und an der ausgeschnittenen Zunge noch fort. Curarisirung ist ebenfalls ohne Einfluss. Der Einfluss galvanischer Durchströmung ist noch nicht sicher übersehbar.

5 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 328. 1877.

nate, ja nach Brown-Séquard[1] über 21 Monate, also für immer erregbar lasse. Es schien hiernach, dass die Erregbarkeit des Muskels nicht von der motorischen Lähmung, sondern von dem Wegfalle anderer, etwa trophischer Nerven, welche nicht im Facialis verlaufen, abhänge. Indess diese Differenz muss nach den zahlreichen neueren Beobachtungen bei Facialislähmungen des Menschen[2] als beseitigt betrachtet werden; denn diese Lähmungen sind meist rein peripherischer Natur (Compression des Nerven im Verlaufe durch das Felsenbein), treffen also nur motorische Fasern. Es bedarf noch immer der Aufklärung, ob jene Longet'schen Angaben lediglich auf Täuschung beruhen.

## V. Einfluss des allgemeinen Ernährungszustandes.

Die allgemeine Erfahrung, dass gut genährte Menschen und Thiere kräftiger sind als schlecht genährte, berechtigt noch keineswegs zu dem Schlusse, dass die absolute Kraft oder die Erregbarkeit vom Ernährungszustande abhänge, da die Dimensionen der Muskelquerschnitte schon zur Erklärung jener Erfahrung hinreichen. Erst wenn die Methoden zur Messung der (auf die Querschnittseinheit bezogenen) absoluten Kraft am Menschen besser ausgebildet sein werden, wird sich hierüber ein Urtheil gewinnen lassen. Wahrscheinlich ist es freilich, dass der Ernährungszustand auch die Eigenschaften der Muskelsubstanz an sich wesentlich beeinflusst. Ich finde z. B. die absolute Kraft der Winterfrösche beträchtlich kleiner als die frisch eingefangener Sommerfrösche. Eine grosse Anzahl hierher gehöriger Fragen, die zum Theil auch practische Wichtigkeit haben, ist noch gar nicht in Angriff genommen, z. B. der Einfluss der Kostarten, der Temperaturen, des Klima's, des Geschlechts, der Race etc. auf die Beschaffenheit der Muskeln.[3] Erwähnt mag werden, dass Marmé & Moleschott[4] bei im Dunkeln aufbewahrten Fröschen Erregbarkeit und Muskelstrom geringer fanden als bei belichteten; indess beruht dieses Resultat auf geringfügigen Unterschieden der Mittelzahlen.

---

1 Brown-Séquard, Compt. rend. d. l. soc. d. biologie 1851. p. 102.

2 Duchenne war der Erste, welcher die frühzeitigen Erregbarkeitsänderungen gelähmter Gesichtsmuskeln feststellte; Traité de l'électrisation localisée. Paris 1855 (2. éd. 1861. p. 242, 669).

3 Da zahlreiche Eigenschaften der Muskeln, besonders Erregbarkeit, Kraft, Muskelstromkraft bei künstlichem Querschnitt, stets gleichen Schritt zu halten scheinen, so könnte irgend eine, besonders leicht der Messung zugängliche dieser Grössen für die genannten Fragen als nächstes Object dienen.

4 Marmé & Moleschott, Molesch. Unters. I. S. 15. 1856.

# SECHSTES CAPITEL.

# Die Todtenstarre.

## I. Die Erscheinungen der Todtenstarre an der Leiche.[1]

Die Leichen sämmtlicher mit Gliedmassen versehenen Thiere gerathen einige Zeit nach dem Tode in einen steifen Zustand, in welchem passive Bewegungen der Gliedmassen erheblichen Widerstand finden. Dieser Zustand, welcher Leichenstarre, Todtenstarre, Rigor mortis genannt wird, beginnt beim Menschen nach Sommer[2] frühestens 10 Minuten und spätestens 7 Stunden nach dem Tode; jedoch sah sie Nysten[3] bei muskelstarken Personen nach gewaltsamer Todesart erst in 16—18 Stunden eintreten und andererseits führt Sommer selbst einen Fall von rheumatischem Tetanus an, in dem der Tetanus unmittelbar in Todtenstarre überging. Die Starre beginnt, wie Nysten zuerst bemerkte und Sommer durch zahlreiche Beobachtungen bestätigte, meist am Unterkiefer und Nacken, etwas später in den oberen Gliedmassen, in denen sie von oben nach unten vorrückt, zuletzt ebenso an den unteren Gliedmassen. Die Todtenstarre dauert mehrere Tage, im Allgemeinen um so länger je später sie eingetreten ist. Ihr Eintritt ist um so früher, ihre Intensität und Dauer um so geringer, je schwächlicher die Musculatur des Individuums war; so ist sie auch bei Neugebornen frühzeitig, schwach und kurz, und fehlt bei Embryonen vor dem 7. Monat ganz.[4] Auch der Ernährungs-[5] und Gesundheitszustand, die Art der Krankheit, welche dem Tode voranging, haben Einfluss auf Eintrittszeit, Dauer und Intensität der Starre. Ihre Lösung fällt zusammen mit dem lebhafteren Eintritt der Fäulniss, und die Starre selbst enthält offenbar Momente, welche die Fäulniss hinausschieben (s. unten). Die Lösung hält die gleiche Reihenfolge ein wie der Eintritt.[6]

---

1 Gute Zusammenstellungen der Thatsachen findet man besonders bei Burdach, Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. 2. Aufl. III. S. 681. Leipzig 1838, und bei Kussmaul, Prager Vjschr. L. S. 67. 1869.

2 A. Gärtner Sommer, Dissert. de signis mortem hominis absolutam ante putredinis accessum indicantibus. Havniae 1833.

3 Nysten, Recherches de physiologie et de chimie pathologique p. 385. Paris 1811.

4 Nach Mende, Handb. d. gerichtl. Med. II. S. 278, III. S. 405. Leipzig 1819 u. f.

5 Verhungerte Kaninchen erstarren nach Bernard unmittelbar nach dem Tode.

6 Als frühesten Termin der Lösung bezeichnet Kussmaul (a. a. O.) die 10. Stunde nach dem Tode.

Die Leichen kaltblütiger Thiere erstarren unter sonst gleichen Umständen später als die warmblütiger, meist erst nach 1—2 Tagen. Wärme beschleunigt im Allgemeinen den Eintritt der Starre sowohl, als deren Lösung durch Fäulniss; jedoch ist dieser Einfluss soweit er den Eintritt betrifft gering, und bedarf weiterer Untersuchung, da z. B. in kaltes Wasser versenkte Leichen meist schnell erstarren. Nach SOMMER ist innerhalb des Bereichs von 12—22° R. (15—27½° C.) kein Einfluss der Temperatur vorhanden.

Die Angabe dass zuweilen die Starre ganz ausbleibe (z. B. bei Tod durch Blitzschlag), hat sich nicht bestätigt; vermuthlich handelte es sich in solchen Fällen um ungewöhnlich schwache Starre oder sehr frühzeitige Fäulniss; BROWN-SÉQUARD [1] meint, dass die Erschöpfung der Muskeln durch die enorme electrische Reizung beim Blitzschlag den Eintritt und das Schwinden der Starre so beschleunigen kann, dass sie unbemerkt bleibt. Er stellt den Satz auf, dass die Starre um so später eintritt, je erregbarer die Muskeln im Augenblick des Todes waren.

Die Ursache der Todtenstarre liegt in den Muskeln. Dieselben verkürzen sich, wie unten ausgeführt wird, und machten dadurch die Gelenke steif, etwa als wären die Muskeln tetanisirt. Leichtere Gebilde werden dadurch in eine neue Lage gebracht, z. B. der Unterkiefer angezogen, die Finger eingeschlagen, der Daumen meist zuerst, daher unter den andern. Schwerere Gliedmassen erstarren im Allgemeinen in der Lage, die sie beim Eintritt des Todes hatten, oder die ihnen vor Eintritt der Starre künstlich ertheilt wurde; aber es werden auch wegen der ungleichen Kraft der Antagonisten leichte Lageveränderungen durch die Starre selbst hervorgebracht, z. B. der Unterarm bei intensiver Starre etwas flectirt. So sind auch wegen der grösseren Kraft der Beuger die starren Extremitäten leichter gewaltsam zu beugen als zu strecken. Durchschneidung der Muskeln hebt die Steifigkeit sofort auf, beziehungsweise macht Durchschneidung der Beuger die Streckung, u. s. w. widerstandsfrei.

Nach gewaltsamer Bewegung todtenstarrer Glieder können sich, wenn die Starre noch nicht ihre Höhe erreicht hat, nach SOMMER (a. a. O. p. 196) die gestreckten Muskeln noch einmal contrahiren.[2] BROWN-SÉQUARD[3] konnte diese Wiederherstellung der Starre mehrmals hintereinander erzeugen, doch erfordert sie immer längere Zeit, und eine gewisse Zeit nach dem Tode (1—12 Stunden bei Kaninchen und Hunden) gelingt sie überhaupt nicht mehr.

---

1 BROWN-SÉQUARD, Journ. d. l. physiol. 1861. p. 266.
2 NYSTEN (a. a. O. p. 401) hatte dies ausdrücklich in Abrede gestellt.
3 BROWN-SÉQUARD, Journ. d. l. physiol. 1858. p. 281.

Auf Schlachtfeldern kommt zuweilen eine Art von Todtenstarre vor, welche die Stellung der Gliedmassen, wie sie im Momente des Todes war, conservirt, so dass die Starre fast unzweifelhaft gleich im Moment des Todes eingetreten ist. Fälle dieser „cataleptischen Todtenstarre“ (du Bois-Reymond) sind namentlich von Brinton [1], Neudörfer [2], Rossbach [3] und F. Falk [4] beobachtet worden. Die Bedingungen sind noch durchaus nicht genügend aufgeklärt. Schon Rossbach deutet die Möglichkeit an, welche Falk weiter verfolgte, dass es sich um Fälle von Rückenmarksverletzung handelte, und Falk behauptet durch Rückenmarksreizung, besonders unter gleichzeitiger Verblutung, künstlich bei Kaninchen cataleptische Starre erzeugt zu haben. Indessen ist hierdurch wohl eine Fixirung eines allgemeinen Muskelkrampfes, nicht aber die Erhaltung specieller Stellungen, z. B. der Hand, welche eine zum Munde geführte Tasse hielt (Rossbach), zu erklären. Was in der That vorliegt, ist die urplötzliche Erstarrung sämmtlicher Muskeln ohne allgemeinen Krampf, so dass alle bestehenden Gliedlagen fixirt werden, und wenn wirklich Rückenmarksverletzungen hier im Spiele sind, so fehlt doch noch vollkommen die eigentliche Erklärung.

## II. Die Erstarrung isolirter Muskeln.

Auch ausgeschnittene Muskeln machen nach dem Absterben die gleiche Verkürzung durch wie die Muskeln in der Leiche, und man hat den Ausdruck Todtenstarre von der Leiche auf die einzelnen Muskeln übertragen. Die Erstarrung ausgeschnittener Muskeln ist der sicherste Beweis, dass die Todtenstarre nicht etwa aus einer centralen Erregung des Nervensystems hervorgeht. Die Angabe dass Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, nicht erstarren, ist demnach unrichtig, ebenso die andere, dass zum Eintritt der Starre der Muskel gespannt sein müsse [5]; dagegen behauptet Wundt [6], dass Spannung die Erstarrung beschleunigt.

Die Zeit der Erstarrung ist beim ausgeschnittenen Muskel von ähnlichen Bedingungen abhängig wie in der Leiche; im Ganzen tritt bei Warmblütern die Starre des isolirten Muskels etwas früher ein, als die der Leiche, und es ist nicht entschieden, ob die schnellere Abkühlung, oder der Contact mit Luft, oder die Abtrennung vom Nerven (s. unten) die Ursache ist.

Sehr beträchtlich ist der Einfluss der Temperatur, und da

1 Brinton, Amer. journ. of med. sc. LXXIX. p. 78. 1870.
2 Neudörfer, Allg. milit.-ärztl. Zeit. 1870. No. 24, 25.
3 Rossbach, Arch. f. pathol. Anat. LI. S. 558. 1870.
4 F. Falk, Deutsche milit.-ärztl. Zeitschr. 1873. Heft 11 u. 12. Sep.-Abdr. Hier finden sich auch noch weitere Literaturangaben.
5 Vgl. E. Krause, Dissert. de rigore mortis etc. Dorpat 1853.
6 Wundt, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 68, 72. Braunschweig 1858.

der Eintritt der Starre mit dem völligen Erlöschen der Erregbarkeit zusammenfällt (s. unten), so kann auf das oben S. 126 Gesagte verwiesen werden. So kann insbesondere durch Abkühlung auf 0° der Eintritt der Starre sehr weit hinausgeschoben werden, jedoch tritt nach meinen Versuchen [1] auch hier schliesslich die Starre zwischen dem 4. und 7. Tage ein. Andererseits werden Froschmuskeln bei 40° augenblicklich „wärmestarr“.[2]

Ein andrer unzweifelhafter Einfluss auf die Zeit der Erstarrung besteht darin, dass wie schon die S. 140 erwähnte Beobachtung eines Tetanusfalls andeutet, voraufgegangene Anstrengung des Muskels die Starre beschleunigt. An gehetzten Thieren ist die schnelle Erstarrung längst bekannt; an Versuchsthieren, die unter Krämpfen starben, beobachtete sie zuerst C. G. Mitscherlich (nach mündlicher Mittheilung an Brücke [3], und Brücke selbst sah durch Strychnin getödtete Warm- und Kaltblüter achtmal früher starr werden als nach Verblutung oder Hirnzerstörung. Aehnliche Beobachtungen machten Kölliker [4], Brown-Séquard [5], Heineke [6] u. A. Brown-Séquard und Heineke stellten den Versuch so an, dass sie ein Bein durch Nervendurchschneidung von den Krämpfen ausschlossen, wonach dasselbe später erstarrte als der übrige Körper.

Misshandlungen verschiedener Art beschleunigen die Erstarrung. Besonders interessant ist der Einfluss des Gefrierens, zu welchem beim Muskel niedrigere Temperaturen als 0° erforderlich sind. Nach meinen Versuchen [7] erstarren Muskeln, welche man schnell hat hart gefrieren lassen, nach dem Aufthauen fast augenblicklich unter ungewöhnlich starker Contraction. Dass gefroren gewesene Muskeln nach dem Aufthauen zuweilen noch eine Zeit lang erregbar bleiben [8], hängt davon ab, dass das Gefrieren langsam erfolgt ist. Wir kommen noch einmal auf diese Vorgänge zurück.

Die Formveränderung des Muskels bei der Erstarrung ist genau die gleiche wie bei der Erregung: Verkürzung mit entsprechender Verdickung. Das Volum nimmt ein wenig ab; Schmulewitsch [9] sah

---

1 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 192. 1871.
2 Ueber eine andere Definition der „Wärmestarre“ s. unten.
3 Brücke, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1842. S. 178.
4 Kölliker, Arch. f. pathol. Anat. X. S. 242. 1856.
5 Brown-Séquard, Gaz. méd. d. Paris 1857. No. 42.
6 Heineke, De connexu irritabilitatis musculorum cum rigore mortis. Greifswald 1858.
7 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 189. 1871.
8 Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität S. 3?. Leipzig 1864.
9 Schmulewitsch, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 81; Compt. rend. LXIX. p. 936. 1869.

an Kaninchenmuskeln, welche er vor und nach Eintritt der Starre wog, das absolute Gewicht abnehmen, das specifische Gewicht zunehmen, also Verdichtung eintreten. Directer wurde in meinem Laboratorium von E. WALKER[1] die Volumabnahme bestimmt, indem Froschmuskeln in einem Kolben mit aufgeschliffenem Capillarrohr, nach Auffüllung mit verdünnter Kochsalzlösung, entgast und dann wärmestarr gemacht wurden, wonach das Niveau im Capillarrohr niedriger erschien sobald die alte Temperatur wieder erreicht war; zum Ausweichen der Flüssigkeit während der Erwärmung hatte das Capillarrohr eine kuglige Erweiterung.

Der zeitliche Verlauf der Verkürzung ist nach Versuchen die SCHLÄPFER und WALKER (a. a. O.) in meinem Laboratorium theils mit graphischem, theils mit optischem Verfahren angestellt haben, für Froschmuskeln bei Zimmertemperatur (18° C.) der, dass sie 3—4½ Stunden nach dem Tode beginnt und sich dann innerhalb weiterer 5—7 Stunden mit zuerst beträchtlicher, dann abnehmender Geschwindigkeit vollzieht.

Die Grösse der Verkürzung ist von WALKER (a. a. O.) für verschiedene Belastungen gemessen und mit der durch Reizung erreichbaren Wurfhöhe verglichen; der Muskel wurde nach der Reizzuckung wärmestarr gemacht. Die Hubhöhe der Erstarrungscontraction ergab sich für kleine Belastungen grösser als die der Zuckung, für grosse Belastungen kleiner als letztere.[2] Leider wurde versäumt, auch die tetanische Hubhöhe zu bestimmen, so dass die Frage noch offen ist, ob der schwach oder nicht belastete Muskel sich durch Erstarrung oder durch Tetanus stärker contrahiren kann. Auch die absolute Kraft (vergl. S. 61) der Erstarrungscontraction wurde von WALKER bestimmt, und mit der der maximalen Zuckung verglichen, beides durch Entscheidung ob gewisse Ueberlastungen bewältigt wurden, oder nicht. Die Kraft der Erstarrungsverkürzung zeigte sich (bei Wärmestarre) jedesmal grösser als die der Zuckung; auch hier aber wurde versäumt die Kraft im Tetanus zu bestimmen, welche wahrscheinlich grösser ist als die der Erstarrungscontraction.

### III. Eigenschaften des starren Muskels.

Der starre Muskel ist, abgesehen von seiner verkürzten Form, auf den ersten Blick vom lebenden verschieden durch seine teigige

1 HERMANN & WALKER, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 182. 1871.

2 Wenn man Wurfhöhe und Hubhöhe identificiren dürfte, so würde hieraus folgen, dass die durch Erstarrung erreichte natürliche Form kürzer, aber dehnbarer ist als die durch einmalige maximale Reizung erreichte.

Beschaffenheit und sein trübes, opakes Aussehen; starre Froschmuskeln haben ausserdem ihre Pfirsichblüthfarbe eingebüsst und erscheinen weiss.

Der todtenstarre Muskel ist ferner für alle Reize vollkommen unerregbar.

Die Reaction des starren Muskels ist, wie DU BOIS-REYMOND in einer epochemachenden Arbeit[1] gezeigt hat, im Gegensatz zur neutralen oder alkalischen des lebenden Muskels, sauer. Erst mit der Lösung der Starre durch die Fäulniss geht die saure Reaction in alkalische über. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die saure Reaction die Entwicklung der Fäulniss verzögert.

Die elastischen Eigenschaften starrer Muskeln bedürfen in mancher Beziehung genauerer Untersuchung. Darin stimmen Alle überein, dass die Festigkeit des todtenstarren Muskels grösser ist als die des lebenden, obwohl bei den numerischen Daten die Vergrösserung des Querschnitts nicht genügend berücksichtigt ist; z. B. giebt BUSCH[2] an, von zwei gleichnamigen Muskeln habe der eine, frisch untersucht, zur Zerreissung 2 Unzen, der andere, todtenstarr, 2 Pfund erfordert; aber offenbar war der letztere auch dicker.[3] Die Vollkommenheit der Elasticität ist in der Starre beträchtlich vermindert[4]; werden todtenstarre Glieder gewaltsam bewegt, so sind die Muskeln bleibend verlängert, so dass das Glied beweglicher geworden ist[5]; WUNDT[6] behauptet jedoch, dass die bleibenden Dehnungen starrer Muskeln durch vorübergehende Belastung nicht grösser seien als diejenigen lebender. Was endlich die Grösse der Elasticität betrifft, so ist sie nach WEBER, WUNDT und HARLESS (a. a. O.) beträchtlicher, d. h. die Dehnbarkeit kleiner als im Lebenszustande, nach WUNDT im Verhältniss von 1 : 2 beim Warmblüter, 9 : 10 beim Frosch; indess scheint auch hier auf die Aenderung des Querschnitts nicht genügend Rücksicht genommen zu sein.

---

1 DU BOIS-REYMOND, De fibrae muscularis reactione ut chemicis visa est acida. Berlin 1859; ferner Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288. (Ges. Abh. II. S. 3.)

2 BUSCH, Experimenta quaedam de morte p. 16, 18, 36. Halae 1819.

3 KUSSMAUL (a. a. O.) giebt an, nach WERTHEIM, VALENTIN u. A. sei die Cohäsion todtenstarrer Muskeln vermindert; indess betreffen diese Angaben jedenfalls faulende Muskeln.

4 Vgl. besonders HARLESS, Sitzungsber. d. bayr. Acad. 1860. S. 425; die mannigfachen Bemühungen dieser Untersuchung haben zu keinen klaren Resultaten geführt, weil das Versuchsziel zu weit gesteckt war; es sollte der Antheil der Coagulation und der Säuerung an den Eigenschaften des starren Muskels zergliedert werden; vgl. auch die Vorarbeit, ebendaselbst S. 93.

5 WEBER, Wagner's Handwörterb. III. 2. S. 108, 116. 1846.

6 WUNDT, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 70. Braunschweig 1858.

## IV. Ursache der Todtenstarre.

### *1. Speciellere Bedingungen der Erstarrung.*

Auch im lebenden Körper verfallen Muskeln in einen der Todtenstarre vollkommen gleichen Zustand, sobald ihnen die Zufuhr arteriellen Blutes eine Zeit lang entzogen ist. Todtenstarre ist das Ende des Stenson'schen Versuchs, so dass man, mit Berücksichtigung des vorigen Capitels, auch sagen kann: der Muskel kann die Sauerstoffzufuhr durch das Blut nicht auf die Dauer entbehren, ohne todtenstarr zu werden; der Kaltblutermuskel ist weniger unmittelbar auf die Sauerstoffzufuhr angewiesen. Am Kaninchen begann die Starre der Hinterbeine nach vollständiger Ligatur (Aorta und Crurales) in den Versuchen von Stannius [1] in 2—3 Stunden, und war vollständig ausgebildet (vgl. jedoch unten) in 3—4 Stunden.

Brown-Séquard [2] und Stannius (a. a. O.) sahen Glieder, welche durch den Stenson'schen Versuch anscheinend todtenstarr gemacht waren, ihre directe und indirecte Erregbarkeit wiedergewinnen, wenn sie die Ligatur lösten, oder (Brown-Séquard) arterielles Blut aus den Gefässen eines anderen Thieres einströmen liessen, oder mit der Spritze injicirten; Brown-Séquard gelang der Versuch sogar an zwei Hingerichteten, einmal an der Hand (13 Stunden nach dem Tode, defibrinirtes, arterialisirtes menschliches Aderlassblut), und einmal am ganzen Arm (15 Stunden nach dem Tode, arterielles Hundeblut). So unzweifelhaft aber die Wiederauffrischung der gesunkenen Erregbarkeit durch arterielles Blut ist (vgl. darüber S. 130), so wenig ist es bewiesen, dass auch der absolut unerregbare und todtenstarre Muskel noch einmal restituirt werden kann. Schon die Versuche von Brown-Séquard und Stannius machen keinen überzeugenden Eindruck, weil die Starre erst kurz vor der Injection wirklich eingetreten war, einzelne Muskeln stets in der Erstarrung hinter andern zurückbleiben, was höchst wahrscheinlich auch bei den Fasern des gleichen Muskels der Fall ist, endlich einzelne Muskeln ihre Erregbarkeit trotz der Durchströmung nicht wiedergewannen, was freilich auch durch Gefässverstopfungen erklärt werden kann. Entscheidend sind aber die sorgfältigen Versuche von Kühne.[3] Weder an Kaltblütern noch an Warmblütern gelang es ihm, zweifellos starre, saure und absolut unerregbare Muskeln durch Wiederherstellung des Kreis-

---

1 Stannius, Arch. f. physiol. Heilkunde XI. S. 1. 1852.

2 Brown-Séquard, Compt. rend. XXXII. p. 855, 897. 1851; Journ. d. l. physiol. I. p. 106. 1858.

3 Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 748.

laufs zu restituiren, sondern stets wurde durch letzteren nur schnelle Fäulniss eingeleitet. Die Erstarrung bezeichnet also den definitiven Tod des Muskels.

Anders dagegen ist es nach meinen Versuchen[1], wenn der Kreislauf während der Erstarrung gar nicht unterbrochen war, z. B. wenn man die Hinterbeine eines kleinen unverletzten Kaninchens durch Eintauchen in Wasser von 50° starr und unerregbar macht. Nach dem Herausnehmen findet dann allmähliche Restitution statt, obgleich die Muskeln während des Versuches deutlich sauer waren. Freilich ist diese saure Reaction noch kein absolutes Zeichen der Starre, da ich (a. a. O. S. 73) Froschmuskeln in einem Luftbade von 40° schon vor vollkommner Unerregbarkeit durch und durch sauer werden sah. Sollte aber der Zustand in den die Muskeln bei diesem Versuch gerathen, nicht als wahre Starre bezeichnet werden können, so bleibt er trotzdem lehrreich, indem er zeigt, dass die Circulation den Eintritt der Starre bei Anwesenheit eines zweifellos starrmachenden Einflusses verhindern kann.

An vollkommen starren Froschmuskeln kann nach Preyer[2] durch den Kreislauf Restitution erreicht werden, wenn man vorher die Muskeln durch 10procentige Kochsalzlösung wieder zu normaler physicalischer Beschaffenheit bringt.

## 2. *Natur des Processes im erstarrenden Muskel.*

Zwei Arten von Theorien[3] sind hauptsächlich zur Erklärung der Todtenstarre aufgestellt worden. Die Einen, besonders Nysten (a. a. O.), verglichen die Starre mit der vitalen Contraction und bezeichneten sie als eine „letzte Anstrengung" des sterbenden Muskels, Andre suchten sie aus postmortalen Gerinnungsprocessen zu erklären; eine dritte, von Sommer (a. a. O.) ausgesprochene Ansicht, dass es sich um eine Contraction aus physicalischen Ursachen handle, kann nicht als Erklärungsversuch gelten, da sie nur eine Umschreibung der zu erklärenden Thatsache darstellt. Die Ansicht von Nysten ist wegen ihrer vitalistischen Färbung mit Recht verworfen worden, denn weshalb der Muskel noch eine letzte Anstrengung mache, bleibt unklar, wenn man nicht dunkle vitalistische Principien zu Hülfe nimmt. So bleiben also nur noch die Coagulationstheorien übrig.

1 Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln etc. S. 72. Berlin 1867.

2 Preyer, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864. S. 769; Recueil des travaux de la société méd. allemande de Paris p. 37. Paris 1865.

3 Eine dritte Theorie, welche die Starre als den eigentlichen Ruhezustand des Muskels darstellt, wird im 9. Capitel nur kurz historisch erwähnt.

Die Ansicht von ORFILA[1], TREVIRANUS[2] u. A., dass die Blut- und Lymphcoagulation in den Muskelgefässen die Starre bedinge, eine Ansicht, welcher auch J. MÜLLER[3] zuneigte, wird vollkommen unmöglich durch die Thatsache, dass auch gänzlich entblutete Muskeln starr werden. Es bleibt also nur die Möglichkeit einer Gerinnung in der Muskelsubstanz selbst übrig. Die Keime dieser Ansicht finden sich schon bei SOMMER (a. a. O.), bestimmt formulirt aber wurde sie erst durch BRÜCKE (cit. S. 143), welcher von der freilich bestreitbaren Vorstellung ausging, dass alle vom Blute durchströmten Organe gerinnbaren Faserstoff enthalten müssen, auf dessen Formung ihr morphologischer Aufbau beruhe. Ueber die unbestreitbare Analogie der Todtenstarre mit der Blutgerinnung, nach Zeit, Art des Auftretens und Bedingungen, hinaus konnte BRÜCKE seiner Vermuthung keine Stütze geben; vergebens versuchte er aus entbluteten Kaninchenmuskeln eine spontan gerinnende Flüssigkeit auszupressen[4]; stets erstarrten die Muskeln unter der Presse, und der Presssaft war, wie schon bei WÖHLER[5], frei von Fibrin. So wenig aber BRÜCKE's Theorie bewiesen war, so wenig konnte sie durch die Angriffe von GIERLICHS, BRUCH, JORDAN u. A., welche zum Theil auf dem Missverständnisse beruhen, die gerinnbare Substanz der Muskeln müsse mit Blutfibrin identisch sein[6], widerlegt werden.

Im Jahre 1858 gelang es endlich KÜHNE[7], sowohl bei Fröschen und Schildkröten als bei Kaninchen (nicht bei Fischen), aus den entbluteten Muskeln eine spontan gerinnende Flüssigkeit durch Auspressen zu gewinnen; die ausgepressten Muskeln erstarrten nicht mehr. Bei mittlerer Temperatur beginnt die Coagulation des Presssaftes nach 6 Stunden beim Frosch, nach 3 Stunden beim Kaninchen, und zwar zuerst als eine gelatinöse Erstarrung der ganzen Flüssigkeit, während später sich das Coagulum zu einer relativ kleinen flockigen Masse zusammenzieht. Später gelang es KÜHNE[8] gerinnbares Muskelplasma auch aus gefrorenen Muskeln, die mit eiskalter Salzlösung gemischt

1 ORFILA, Dictionnaire de méd. IV. p. 12. Paris 1821—1828.

2 TREVIRANUS, Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens II. 2. S. 191. Bremen 1832.

3 J. MÜLLER, Handb. d. Physiologie II. S. 46. 1837.

4 Diese Bemühungen sind erwähnt bei DU BOIS-REYMOND, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 290, 294. (Ges. Abh. II. S. 5, 8.)

5 WÖHLER, Grundriss d. organ. Chemie S. 151. Berlin 1840.

6 Vgl. GIERLICHS, De rigore mortis. Bonn 1843; BRUCH, Nonnulla de rigore mortis. Heidelberg 1845; JORDAN, Ztschr. f. rat. Med. IV. S. 209. 1846; BIJLSMIT, Over de lijkverstijvingen hare oorzaken. Amsterdam 1858; und eine Kritik der ersten drei Arbeiten bei DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen üb. thier. Electr. II. 1. S. 158. 1849.

7 KÜHNE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 768.

8 KÜHNE, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität S. 2. Leipzig 1864; Lehrb. d. physiol. Chemie S. 271. Leipzig 1868.

wurden, beim Aufthauen durch Filtration zu gewinnen; die Substanz des Gerinnsels nannte er Myosin. Die Eigenschaften derselben werden in der Lehre von der Muskelchemie erörtert; hier sei nur erwähnt, dass das Myosin sich auch aus starren Muskeln durch Salzlösungen von mittlerer Concentration wieder lösen lässt, wobei die Muskeln das Aussehen lebender wieder annehmen.

Durch diese Untersuchungen war es zweifellos festgestellt, dass in der That die Todtenstarre mit einer Gerinnung innerhalb des Muskels im innigsten Zusammenhang steht. Indessen war damit das Räthsel noch keineswegs gelöst. Erstens blieb die gleiche Frage, wie für die Blutgerinnung offen, warum nämlich diese Gerinnung nicht während des Lebens, sondern erst nach dem Tode des Muskels sich einstellt. Zweitens war mit der Gerinnung die Formveränderung des Muskels beim Erstarren noch nicht im mindesten erklärt; denn Niemand wird die Contraction des Gerinnsels im Presssaft oder die Contraction des ausgepressten Blutkuchens auch nur einen Augenblick identificiren mit derjenigen Contraction, um welche es sich hier handelt; hier haben wir Zusammenziehung eines organisirten Gebildes in einer bestimmten Richtung, dort allseitig gleichmässige Zusammenziehung eines gequollenen Körpers unter Austritt der Flüssigkeit. Drittens endlich zeigte die der Kühne'schen unmittelbar vorangehende Entdeckung der Säurung zum ersten Male, dass die Erstarrung mit verwickelten chemischen Umsetzungen verbunden ist, welche bei der Muskelchemie noch weiter zergliedert werden. Da die Erstarrung auch im Vacuum und in sauerstofffreien Gasen stattfindet, so ist der Umsatzprocess nicht an Sauerstoffaufnahme gebunden.

Die weitere Erörterung über die Natur des Erstarrungsvorgangs und über seinen Zusammenhang mit den übrigen Erscheinungen am Muskel muss in das 9. Capitel verwiesen werden. Ebenso enthält das 7. und 8. Capitel Thatsachen über thermische und electrische Erscheinungen beim Erstarren.

## V. Veränderungen, welche mit der Todtenstarre verwandt sind.

Ausser der beim spontanen Absterben des Muskels auftretenden Todtenstarre bezeichnet man als Starre noch eine Anzahl andrer Veränderungen des Muskels, welche mit Verkürzung, Trübung und Säurung verbunden sind. Nicht immer jedoch ist es gerechtfertigt diese Starren für etwas Anderes zu halten, als die gewöhnliche Todtenstarre. Insofern nämlich das Absterben des Muskels immer in der Todtenstarre seinen Abschluss findet, wird jeder auf den Muskel ein-

wirkenden Schädlichkeit schliesslich Todtenstarre folgen können, um so schneller je rascher die Einwirkung den Muskel tödtet.[1]

In diesem Sinne haben wir schon oben S. 100 die Pickford-sche Wärmestarre[2] als eine einfache Todtenstarre, welche durch Wärme beschleunigt wurde, kennen gelernt. Der Ausdruck „Wärmestarre" ist somit eigentlich überflüssig. Mit Recht hat ihn deshalb Kühne[3] auf einen wesentlich anderen Vorgang übertragen, nämlich auf die durch Wärme herbeigeführte Coagulation eines besonderen, nicht spontan gerinnenden Eiweisskörpers im Muskel. Spontan langsam oder bei 40° schnell erstarrte Froschmuskeln werden nämlich nach Kühne bei 45° noch starrer, und ebenso scheidet der Presssaft todtenstarrer Muskeln bei 45° ein Gerinnsel ab; der spontan coagulirte Presssaft lebender Muskeln zeigt die entsprechende Gerinnung, wegen seines Salzgehalts, schon bei 43°.[4] Die Extracte todtenstarrer Kaninchen- und Hundemuskeln coaguliren zwischen 49 und 50° (nicht zu verwechseln mit der S. 100 erwähnten Temperatur), die von Taubenmuskeln bei 53°.

Ausser dem Myosin und dem bei 45, resp. 50—53° sich ausscheidenden Eiweisskörper enthalten die Muskeln noch grösse Mengen gewöhnlichen Eiweisses, dessen Coagulation noch eine dritte Erstarrung, wenn man so sagen darf, herbeiführt; auch diese ist mit Verkürzung verbunden, hier aber haben wir ein Phänomen, welches sämmtlichen eiweisshaltigen Geweben gemeinsam ist. Ich habe mich überzeugt[5] dass die bekannte Schrumpfung in der Faserrichtung, welche Fleisch, Sehnen, Nerven etc. in heissem Wasser erleiden (sog. „Sehnenverkürzung"), genau mit der Coagulationstemperatur des Albumins (circa 65°) zusammenfällt. Auch Fibrinflocken verkürzen und verdicken sich bei dieser Temperatur. Trotz des offenbaren Zusammenhangs mit Coagulation sind diese Verkürzungen bisher ebensowenig verständlich wie die bei der Todtenstarre.

Wird der Muskel direct in heisses Wasser geworfen („gebrüht")

1 Unter den verderblichen und dadurch die Starre beschleunigenden Einwirkungen befinden sich natürlich auch solche, welche die gewöhnliche Eiweisscoagulation hindern, oder Coagula auflösen, z. B. Alkalien, Kalkwasser, verdünnte Säuren; dieser Umstand ist missverständlicherweise in den oben (S. 148) citirten Arbeiten von Gierlichs, Bruch, Bijlsmit u. A. gegen die Brücke'sche Theorie verwerthet worden.

2 Pickford, Ztschr. f. rat. Med. (2) I. S. 110. 335. 1851; vgl. auch du Bois-Reymond, Untersuchungen üb. thier. Electr. II. 1. S. 178. 1849.

3 Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 797.

4 Bei dieser Gelegenheit sei erwähnt, dass Harless (Ber. d. bayr. Acad. 1860. S. 93) im wässrigen Extracte von Froschmuskeln schon bei 35° einen Eiweisskörper unter Säurung sich abscheiden sah; nach dem Versuchsverfahren müssen die Muskeln starr gewesen sein. Bei Warmblütern lag die entsprechende Temperatur, je nach der Menge der Säure, bei 42—48°.

5 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 417, VIII. S. 275. 1873.

so macht er den eigentlichen Erstarrungsprocess gar nicht durch, sondern es findet nur Coagulation sämmtlicher Eiweisskörper statt; DU BOIS-REYMOND[1] fand nämlich, dass so behandelte Muskeln nicht sauer sind.[2] Bei kurzem Eintauchen in heisses Wasser verweilen nur die inneren Schichten lange genug innerhalb der Temperaturen die den Erstarrungsprocess zulassen, und werden daher sauer.

Bei diesem Anlass entsteht die Frage, ob es auch eine untere Temperaturgrenze für die Möglichkeit des Erstarrungsprocesses gebe. DU BOIS-REYMOND hatte gefunden, dass Muskeln bei 0° nicht sauer werden; nach meinen Versuchen (a. a. O.) erfolgt indess bei 0° nicht allein Erstarrung (s. oben S. 143), sondern auch Säurebildung, die jedoch zuweilen durch die parallel gehende Ammoniakentwicklung verhüllt wird; deutlich sieht man die Säurung, wenn man die Erstarrung so beschleunigt, dass die alkalibildenden Processe nicht gleichen Schritt halten, so wenn man die Muskeln in 0° kaltem Mandelöl erstarren, oder wenn man sie gefrieren und dann bei 0° aufthauen lässt.

Dass Gefrieren und Wiederaufthauen die Starre sehr beschleunigt, ist schon oben erwähnt. Ich habe gezeigt (a. a. O.), dass das Starrwerden hierbei erst während des Aufthauens stattfindet (gefrorne Muskeln, direct in siedendes Wasser geworfen bleiben alkalisch); die eigentliche Misshandlung aber, welche die Erstarrung beschleunigt, liegt im Acte des Gefrierens und ist vielleicht mechanischer Natur.

Behandlung des Muskels mit Säuren bedingt ebenfalls einen starreähnlichen Zustand (vgl. oben S. 105), später treten allerdings intensivere Veränderungen ein, welche je nach der Natur und Concentration der Säure verschieden sind. Bei den Albumin coagulirenden Säuren lässt sich nicht ohne Weiteres entscheiden ob die sog. Säurestarre eine eigentliche Erstarrung oder eine der Brühung vergleichbare Veränderung darstellt, das Kriterium der sauren Reaction fehlt hier; indess zeigt der Mangel der Kohlensäurebildung, wie ich (a. a. O.) gefunden habe, dass in der That die stärkeren Säuren, auch die nicht coagulirenden, den eigentlichen Erstarrungsprocess, etwa wie sehr hohe Temperaturen, verhindern. Nur sehr schwache Säuren lassen ihn zu, oder führen ihn vielmehr rasch herbei; bei der Kohlensäure lässt sich dies daraus entnehmen, dass der schnell sich trübende Muskel (S. 105) von einer fixen Säure sauer reagirt.

Die oben S. 102 geschilderte Einwirkung des destillirten Wassers

---

1 DU BOIS-REYMOND, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 304. (Ges. Abh. II. S. 17.)

2 Ich habe gefunden, dass bei plötzlichem Erhitzen auch die Kohlensäureentwicklung fehlt (vgl. HERMANN, Untersuchungen etc. S. 12, 102). Nach den neuen Versuchen von PFLÜGER & STINTZING (Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 388. 1878), welche die Muskeln bei 100° auskochten, wäre dies unrichtig. Eine Wiederholung dieser Versuche in meinem Laboratorium, bei welcher die Zerkleinerung der Muskeln vor Einführung in die siedende Flüssigkeit vermieden wird, ist noch nicht abgeschlossen.

endet ebenfalls mit einer Starre, die man als „Wasserstarre" bezeichnet hat. Da der Muskel, wie DU BOIS-REYMOND (a. a. O.) zuerst beobachtet hat, dabei sauer wird, so liegt gewöhnliche Erstarrung, durch die tödtliche. Wirkung des Wassers herbeigeführt, vor.

Alle eiweisscoagulirenden Einwirkungen spielen wie es scheint die gleiche Rolle wie die Mineralsäuren und die Temperaturen über 65°. Sie machen den Muskel, besonders wenn sie in die Gefässe injicirt werden, sofort scheinbar starr, bewirken aber in Wirklichkeit nur die oben erwähnte „Sehnencontraction". Hierher gehört Alkohol[1], Gerbsäure, viele Metallsalze. Die eiweisscoagulirenden Einwirkungen machen todtenstarre Muskeln noch starrer, und bewirken auch an faulenden Muskeln, an denen die Starre schon gelöst ist, eine starreartige Veränderung.

Eine Anzahl andrer, nicht eiweisscoagulirender Einwirkungen endlich muss in die Categorie der durch schnelle Tödtung des Muskels starr machenden Agentien gerechnet, also etwa der Einwirkung einer Temperatur von 40° (Frosch) an die Seite gestellt werden; sie machen wahre, mit Säurung verbundene Todtenstarre, meist mit vorangehenden heftigen Zuckungen. So vor Allem das Chloroform, wie COZE[2] und KUSSMAUL (a. a. O.) fanden, ferner nach KUSSMAUL Aether, Senföl, Fenchelöl, Anisöl etc. und endlich nach neueren Untersuchungen eine grosse Anzahl von Alkaloiden, wie Chinin, Caffein, Veratrin, Digitalin.[3]

## VI. Beziehungen der Todtenstarre zum Nervensystem.

Obgleich die Todtenstarre wesentlich ein in den Muskeln ablaufender, vom Nervensystem im Wesentlichen unabhängiger Act ist, giebt es doch gewisse Thatsachen, welche auf Einwirkungen des Nervensystems deuten. Vor Allem ist das oben S. 140 angeführte NYSTEN'sche Gesetz kaum anders zu erklären, als dadurch dass die Zeit des Eintritts der Starre von der Länge der zum Muskel tretenden Nerven in gewissem Grade abhängt, und dies deutet wiederum darauf hin, dass nervöse Vorgänge den Absterbeprocess im Muskel beschleunigen, diese Vorgänge aber, wohl unzweifelhaft gewisse postmortale Veränderungen im Nerven selbst, in den Nervenfasern langsam vom Centrum nach der Peripherie fortkriechen. Dies wird auch durch andre, in der Nervenphysiologie zu erwähnende Thatsachen bestätigt. Da ein analoger Process bei durchschnittenem Nerven vom

1 Vgl. A. v. HUMBOLDT, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser II. S. 72, 345, 368. 1797; KUSSMAUL, Prager Vjschr. L. S. 67. 1856; Arch. f. pathol. Anat. XIII. S. 289. 1858; SCHIFFER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 442.

2 COZE, Compt. rend. XXVIII. p. 534. 1849.

3 Die bezügliche Literatur s. in meinem Lehrb. d. exper. Toxicologie. Berlin 1874.

Querschnitt desselben ausgeht, so könnte man sogar auf die Idee kommen, die ganze Erstarrung als einen vom Nerven eingeleiteten Vorgang zu betrachten, wenn nicht Muskeln mit degenerirten Nerven und nervenlose Sartoriusenden[1] ebenfalls todtenstarr würden, und der ausgepresste Muskelsaft coagulirte. So ist denn also anzunehmen, dass der Nerv die spontane Muskelstarre nur beschleunigen kann, um so mehr, je näher der Ausgangspunct des Nervenabsterbens, sei es Centrum sei es künstlicher Querschnitt, liegt. Auf diese Weise ist vielleicht auch das etwas schnellere Absterben ausgeschnittener Muskeln (s. oben S. 142) zu erklären. Indessen liegt eine geradezu entgegengesetzte Angabe von H. Munk[2] vor, nach welchem ein Muskel um so später abstirbt, je kürzer das ihm gelassene Nervenstück ist. Die von Munk angegebenen Unterschiede sind sehr beträchtlich (z. B. starb im October der Gastrocnemius mit erhaltenem Nerven vor der 25. Stunde ab, während der mit kurz abgeschnittenem Nerven noch in der 73. Stunde erregbar war). Die Herren Bleuler & Lehmann haben im Herbst und Winter 1878 die Munk'sche Angabe in meinem Laboratorium geprüft, konnten aber überhaupt keinen regelmässigen Einfluss des Nerven, weder in der einen noch in der andern Richtung constatiren.

---

SIEBENTES CAPITEL.

# Thermische Erscheinungen am Muskel.

---

## I. Vorbemerkungen und Methodik.

Die Untersuchung ob der Muskel Wärme bildet, und in welchem Zusammenhange die Wärmebildung mit den übrigen Processen im Muskel steht, erscheint in vielfacher Beziehung von hohem Interesse. In einem Organe in welchem lebhafte chemische Processe ablaufen, in welchem Veränderungen der Gestalt, vielleicht sogar des Aggregatzustandes stattfinden, in welchem beständig elastische Kräfte positive und negative Arbeit leisten, und welches auf Verrichtung äusserer Arbeit angelegt ist, zeigen sich Beziehungen zur Wärmetheorie fast bei jedem Schritte der Forschung.

---

1 Dass curarisirte Muskeln todtenstarr werden (vgl. Kölliker, Arch. f. pathol. Anat. X. S. 3, 235. 1856), kann hier nicht als Beweis gelten, weil Curare nicht alle Eigenschaften des Nerven vernichtet.

2 H. Munk, Allg. med. Centralztg. 1860. No. 8.

Der Warmblütermuskel eignet sich zu Untersuchungen dieses Gebietes sehr wenig, weil seine Temperatur im Leben weit mehr von der Temperatur und der Geschwindigkeit und Menge des durchströmenden Blutes als von seiner eigenen Wärmebildung abhängt; wenigstens würde plötzlicher Wegfall aller wärmebildenden Processe in einem einzelnen Muskel dessen Temperatur nicht wesentlich ändern, so lange sein Kreislauf ungestört ist. Der ausgeschnittene Warmblütermuskel aber ist in der kurzen Zeit seines Ueberlebens in beständiger Abkühlung begriffen.

Die thermische Untersuchung der Froschmuskeln hat mit viel weniger Schwierigkeiten zu kämpfen. Einen Uebelstand bildet die Kleinheit dieser Organe, welche einerseits die Anwendung der Quecksilberthermometer fast durchweg verbietet, andrerseits durch Verdunstung und Leitung von der Oberfläche relativ beträchtliche Schwankungen der Temperatur auch im Innern bedingt. Man ist daher erstens auf den Gebrauch thermoelectrischer Apparate angewiesen, und zweitens muss man streng darauf halten, dass der Muskel in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume von der seinigen gleicher und gleichmässiger Temperatur sich befinde.

Das Quecksilber- oder Luftthermometer ist, besonders für Untersuchungen an Warmblütern, nicht selten zu Versuchen über Wärmebildung im Muskel verwendet worden, abgesehen von den Untersuchungen über den Einfluss von Muskelcontractionen auf die Eigenwärme. Man führte Thermometer bei Thieren zwischen oder in die Muskeln ein, oder befestigte die Kugeln empfindlicher Thermometer mittels schlecht wärmeleitender Bandagen auf der Haut über den Muskeln. Solche Versuche sind zuerst von Gierse[1] am Hunde, von Béclard[2] und Ziemssen[3] am Menschen angestellt worden; Béclard's Thermometer war in Fünfzigstel Grade getheilt.

Die thermoelectrische Säule wird in zwei Formen für diese Zwecke verwendet. Die erste, von Becquerel & Breschet[4] und Helmholtz[5] eingeführte versetzt die Löthstellen in das I n n e r e des Muskels, verletzt ihn also. Helmholtz benutzte Eisen-Neusilber-Elemente von nebenstehender Gestalt (Fig. 28); an ein eisernes Mittelstück *h h* sind beiderseits neusilberne Endstücke angelöthet; die Bleche sind dünn und scharfrandig, die Endstücke ausserdem unter Abrundung am Ende zugeschärft. Diese Elemente werden so durch die Muskeln (s. unten) eingestossen, dass die eine Löthstelle im einen, die andere im andern Muskel steckt. Helmholtz benutzte 6 solche Elemente in zwei Reihen (von je drei) übereinander;

---

1 Gierse, Quaenam sit ratio caloris organici partium inflammatione laborantium etc. Halle 1842; vgl. Ber. v. Bischoff, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843. S. XCI.

2 Béclard, Compt. rend. L. p. 471. 1860; Arch. gén. d. méd. 1861. p. 24, 157, 257.

3 Ziemssen, Die Electricität in der Medicin S. 16. Berlin 1857.

4 Becquerel & Breschet, Ann. d. sciences nat. Zoologie (2) III. p. 257. 1835.

5 Helmholtz, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1848. S. 144.

nach dem Einstossen werden die Enden metallisch unter einander und mit dem Galvanometer verbunden, und zwar durch Anpressen gegen die plattgeschlagenen Enden der kurzen Kupferdrähte $a_1$ $a_2$, $b_1$ $b_2$ u. s. w. Die untere Figur zeigt den Mechanismus; der Messingklotz $g$, der in das Grundbrett $ln$ eingelassen ist, enthält in seiner Lichtung die feste Elfenbeinplatte $\eta$ und die beiden beweglichen $\zeta$, letztere können durch die Schrauben $ff$ und die Metallplättchen $\varepsilon\varepsilon$ gegen erstere gepresst werden; die Enden der Neusilberbleche sind in $\eta$ halb eingelassen, und die platten Kupferdrahtenden werden zwischen sie und $\zeta$ eingepresst. — Auch hat man vielfach die Thermoelemente nadelförmig und mit endständigen Löthstellen construirt (Fig. 29), was den Vortheil hat, dass die Spitzen in die Muskeln nur eingestossen zu werden brauchen und deshalb, sowie wegen ihres geringeren Querschnittes, weniger verletzen und dass eine etwas grössere Zahl von Löthstellen im Muskel Platz hat. — Die zweite, für physiologische Zwecke zuerst von HEIDENHAIN[1] benutzte Form ist die der MELLONI'schen Säule, deren Löthstellenflächen an die Muskeln nur angelegt werden (vgl. S. 156 Fig. 30). Die Vortheile dieser Form liegen darin, dass eine viel grössere Zahl von Elementen angewandt werden kann, dass die Metallcombination von grösster Thermokraft (Wismuth-Antimon) verwendet und dass endlich die Verletzung

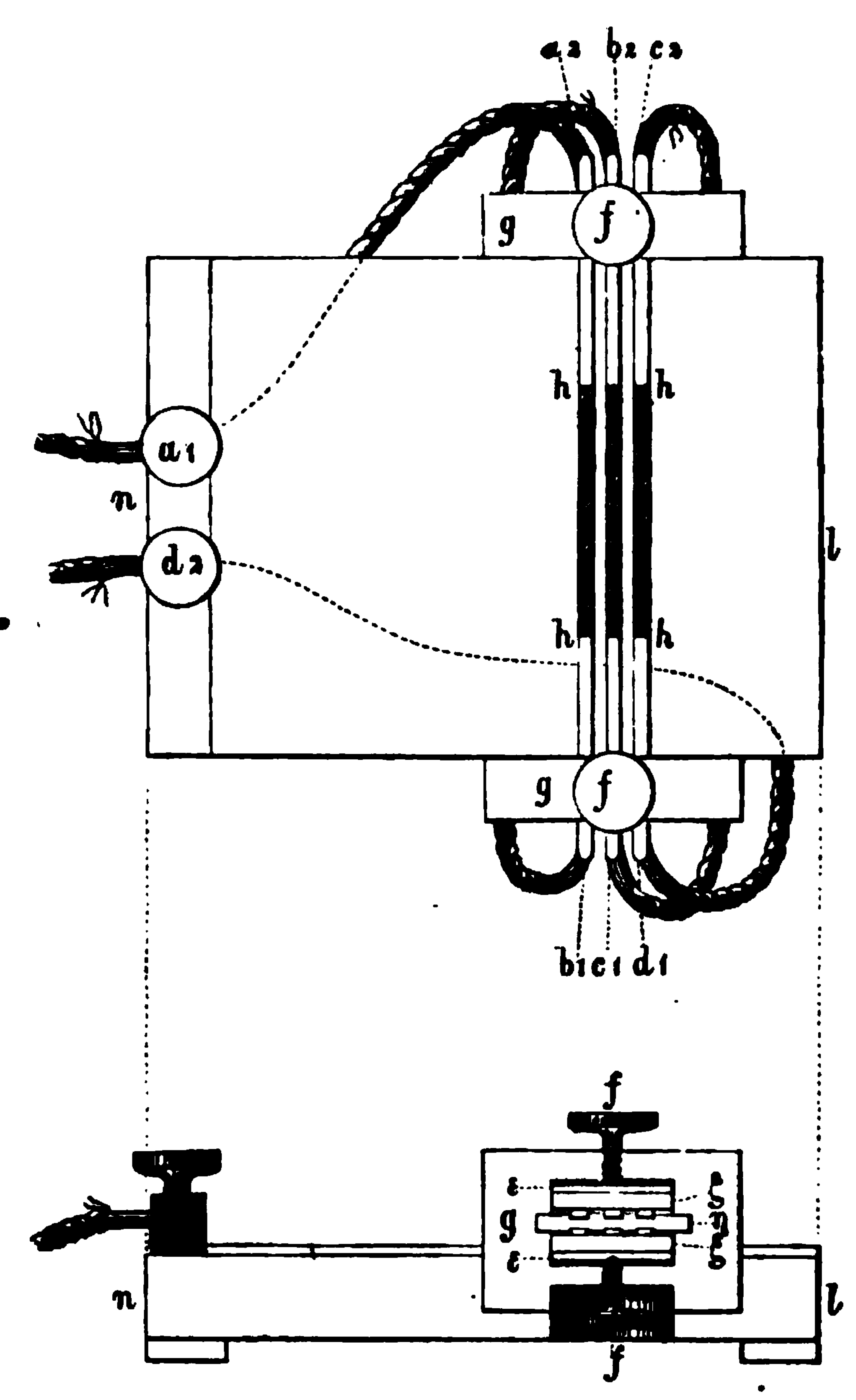



Fig. 28. Apparat von HELMHOLTZ, zu thermischen Versuchen am Muskel. Obere Figur: Ansicht von oben. Untere Figur: verticaler Durchschnitt.

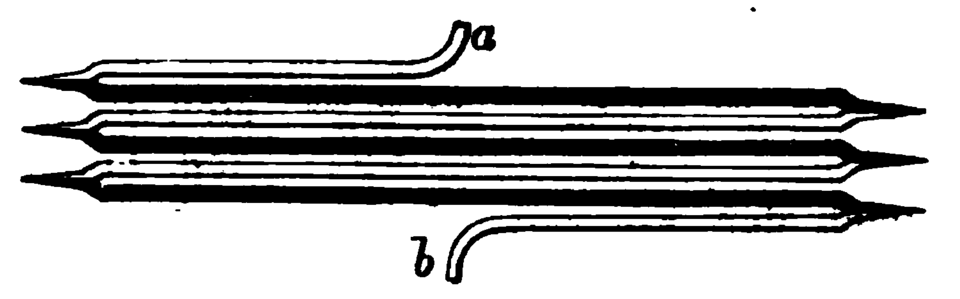



Fig. 29. Thermosäule aus Eisen- und Neusilberdrähten mit endständigen Löthstellen.

1 HEIDENHAIN, Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1864.

des Muskels vermieden wird; dagegen hat das Verfahren den Nachtheil, dass die Befestigung der Muskeln an die Löthstellen nicht so innig und sicher ist wie bei der Einstossung und dass nur die Temperatur der Oberfläche zur Beobachtung kommt. In neuester Zeit hat Fick auch nadelförmige Thermoelemente mit endständigen Löthstellen ohne Verletzung von Muskeln dadurch gut angebracht, dass er mehrere Muskeln (die inneren Oberschenkelmuskeln beider Schenkel) zusammen anwandte und die Löthstellen zwischen dieselben einfügte. — Die Thermosäulen müssen da, wo sie mit den Muskeln in Berührung sind, stark gefirnisst sein, einmal um zu verhüten, dass die Muskelsubstanz Nebenschliessungen zum Galvanometer bildet, ferner um Eigenströme der Muskeln fern zu halten, deren Gefahr freilich bei den windungsarmen Thermo-Galvanometern und der Nebenschliessung durch die Thermosäule nicht sehr gross wäre.

Die thermoelectrische Temperaturmessung ist ihrer Natur nach stets nur eine Vergleichung von Temperaturen. Sie kann indess dadurch zu einer absoluten Messung gemacht werden, dass die Temperatur der einen Löthstellenreihe bekannt ist, wozu gewöhnlich erforderlich ist, dass letztere bei constanter Temperatur, z. B. bei 0° erhalten wird; abgesehen von den Schwierigkeiten aber, welche letzteres Verfahren hat, würde dadurch eine so grosse Kluft zwischen Muskel- und Vergleichstemperatur geschaffen, dass bei der für die Beobachtung erforderlichen Empfindlichkeit des Galvanometers die Scala aus dem Gesichtsfelde verschwände und durch Compensation oder Reduction wieder zurückgebracht werden müsste, wodurch vor Allem neue Fehlerquellen eingeführt würden, unter Umständen auch die Empfindlichkeit litte. Man verzichtet daher lieber hier auf absolute Temperaturmessung, und vergleicht nur, nach Helmholtz's Vorgange, die Temperatur zweier unter verschiedenen physiologischen Bedingungen befindlicher, ursprünglich möglichst gleich temperirter Muskeln; bleibt z. B. der eine in Ruhe, während der andere tetanisirt wird, so zeigt das Auftreten einer Temperaturdifferenz zu Gunsten des letzteren eine Wärmebildung durch den Tetanus an. Das Verfahren hat zugleich den Vortheil, dass man durch abwechselndes Tetanisiren beider Muskeln das Resultat sicherer machen kann. Für manche Versuchszwecke hat es grosse Vortheile, wenn der Muskel trotz seiner Verbindung mit der Thermosäule sich frei bewegen kann. Letztere wird dazu nach Heidenhain auf dem Figur 30 abgebildeten Stativ befestigt[1], wel-

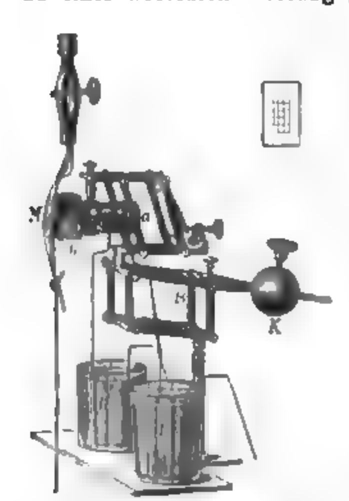


Fig. 30. Vielgliedrige Wismuth-Antimonsäule ($ab$) mit Heidenhain's Stativ. Die Löthstellenfläche bei $b$, welcher der Muskel $M$ anliegt, ist von einem Korkrahmen umgeben, an welchen der Muskel festgesteckt werden kann (oben rechts ist der Korkrahmen von der Fläche gesehen dargestellt); der Löthstellenfläche $a$ liegt ein Stück Muskelfleisch an. Die Enddrähte der beweglichen Säule tauchen in die Quecksilbergefässe $HH$.

1 Eine weniger vollkommene bewegliche Aufstellung ihrer zweigliedrigen Nadel-

ches freie Bewegung der Säule nach oben und unten (und nach vorn und hinten, letzteres nur um ersteres vollständig zu erreichen) bei Aequilibrirung ihres Gewichtes gestattet. Es würde aber einen ungemein complicirten Apparat erfordern, sollte die Säule den Contractionen beider Muskeln frei folgen können; man muss deshalb in diesem Falle sich mit Einem Versuchsmuskel begnügen und den einen, rein passiv anliegenden, lediglich als Temperaturregulator der einen Löthstellenfläche benutzen; er könnte also ebensogut durch irgend ein anderes feuchtes Gewebe des Thieres, oder dgl., ersetzt werden. Wollte man mit zwei Versuchsmuskeln bei ganz freier Beweglichkeit der Säule arbeiten, so müsste letztere in der Weise unterbrochen werden, dass zwischen je zwei Löthstellen eine bewegliche Drahtverbindung eingeschaltet wird, was aber unabsehbare Fehlerquellen bedingen würde.

Das Galvanometer darf bekanntlich für thermoelectrische Versuche, wegen der äusserst geringen electromotorischen Kräfte und des sehr geringen, (rein metallischen) Widerstands der Thermosäulen nur sehr geringen Widerstand haben. Man benutzt deshalb entweder besondere Thermo-Multiplicatoren mit wenigen Windungen dicken Drahts, oder bei Boussolen die diesen beigegebenen windungsarmen und dickdrähtigen Thermorollen. Dieselben haben meist zwei Gewinde neben einander, die man einzeln oder zusammen, und zwar sowohl neben als hintereinander einschalten kann, so dass wenn $n$ die Windungszahl und $w$ der Widerstand jedes Gewindes ist, zwischen den Anordnungen $n$, $w$; — $2n$, $2w$; — $n$, $\frac{1}{2}w$ gewählt werden kann, je nach dem ungefähren Widerstand der Kette selbst. Leichte und aperiodische Magnete sind, wie überall, so auch hier von grossem Vortheil. Die Leitungen zum Galvanometer müssen wenig Widerstand bieten, und alle Stellen wo heterogene Metalle sich berühren, also alle Verbindungsklemmen, durch Umhüllung mit Baumwolle oder Kautschuk und durch Vermeidung der Nähe des menschlichen Körpers, der Oefen, Beleuchtungsflammen, Luftzüge etc. vor schnellen Temperaturschwankungen sorgfältig geschützt sein. Der sonst so nützliche Vorreibeschlüssel als Nebenschliessung zur Boussole (der nur zur Beobachtung geöffnet wird) wird hier besser vermieden, weil das Vorreiben Wärme erzeugt, die Nebenschliessung bei dem geringen Widerstand der Boussole ohnehin nicht sicher absperrend wirkt, und ein einfacher Quecksilberschlüssel allen Anforderungen genügt.

Zur Reduction der Ablenkungen auf die entsprechenden Temperaturdifferenzen der Löthstellen genügt, falls die Intensitätencurve des Galvanometers bekannt ist, oder, wie beim Spiegelgalvanometer, die Ablenkungen den Intensitäten proportional sind, die Bestimmung der Ablenkung für eine einzige bekannte Temperaturdifferenz. Helmholtz tauchte dazu seine Elemente in zwei Quecksilberbäder, bestehend aus Pappkästchen mit seitlichen Schlitzen, durch welche die Bleche gesteckt wurden. Für Ablenkungen welche über das Scalenbereich hinausgehen, muss man sich des im folgenden Capitel zu beschreibenden Compensationsverfahrens bedienen. Die Temperaturmessung ist also dann in eine Kraft-

---

säule haben Meyerstein & Thiry angegeben und abgebildet, Ztschr. f. rat. Med. (3) XX. S. 45. Taf. IV. 1863.

messung verwandelt, und es muss nur die Kraft der Thermosäule für eine gegebene Temperaturdifferenz ermittelt sein. Am genauesten wird die Bestimmung, wenn man eine möglichst grosse Zahl der verwendeten Thermoelemente combinirt, und die Kraft der Säule für einen recht grossen Temperaturabstand, am besten für den leicht realisirbaren von 100° feststellt; alle Fehler werden dann stark dividirt.

## II. Die Wärmebildung bei der Contraction im Allgemeinen.

Dass der ganze Organismus durch Muskelanstrengung wärmer wird, ist eine bekannte und frühzeitig gewürdigte Thatsache.[1] Genauere Beobachtungen über Steigerung der Eigenwärme durch Arbeit stellten Réaumur[2] und Newport[3] in Bienenkörben, letzterer und besonders Dutrochet[4] an einzelnen Insecten, Krimer[5], John Davy[6], Gierse (a. a. O.), v. Bärensprung[7] u. A. auch an Warmblütern und am Menschen an[8], und neuerdings haben besonders Leyden[9] und Billroth & Fick[10] experimentell bei Thieren die temperatursteigernde Wirkung allgemeiner Tetanisirung nachgewiesen. Indessen all diese Erwärmungen konnten ihren Grund ebenso wohl in allgemeiner Steigerung des Stoffwechsels oder blosser Veränderung des Kreislaufs als in einer Wärmeerzeugung des Muskels selbst haben, und wurden auch grossentheils nicht im letzteren Sinne gedeutet.

Die ersten Beobachtungen am Muskel selbst sind von Becquerel & Breschet (a. a. O.) im Jahre 1835 gemacht worden, indem sie in den Biceps brachii eines Mannes eine thermoelectrische Nadel mit endständiger Löthstelle einstachen, während die andere Löthstelle bei constanter Temperatur erhalten wurde; die Temperatur des Muskels stieg nach einigen Contractionen um 0,5°, nach 5 Minuten langem Sägen um 1° C. Mit dem Thermometer beobachtete Gierse (a. a. O.) an Hunden, dass die Hauttemperatur eines contrahirten Schenkels höher ist als die eines ruhenden. Der Einwand, dass es sich lediglich um stärkere Blutzufuhr zur Haut gehandelt haben könnte, wird dadurch beseitigt, dass Béclard und Ziemssen (a. a. O.) über

1 Vgl. z. B. Haller, Elementa physiologiae II. p. 260. Lausanne 1760.
2 Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes V. 2. p. 362. Amsterdam 1741.
3 Newport, Philos. Transactions 1837. p. 259.
4 Dutrochet, Ann. d. sciences nat. Zoologie. (2) XIII. p. 1. 1840.
5 Krimer, Physiologische Untersuchungen S. 150. Bonn 1820.
6 J. Davy, Philos. Transactions 1844. p. 62; 1845. p. 319.
7 v. Bärensprung, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1851. S. 152.
8 Noch eine Anzahl anderer Beobachtungen findet man zusammengestellt bei Heidenhain, a. a. O. S. 5.
9 Leyden, Arch. f. pathol. Anat. XXVI. S. 548. 1863.
10 Billroth & Fick, Vjschr. d. naturf. Ges. in Zürich 1863. S. 427.

contrahirten Muskeln am Menschen die Haut zwar wärmer, aber nicht röther werden sahen. Aber den andern Einwand, dass die Erwärmung auf Congestion im contrahirten Muskel beruhe, lassen alle Versuche an blutdurchströmten Muskeln zu.

An ausgeschnittenen oder wenigstens nicht mehr vom Blut durchströmten Muskeln experimentirte in dieser Richtung zuerst BUNZEN [1], und zwar an Warmblütermuskeln. Mittels eines in die Oberschenkelmusculatur gesenkten Luftthermometers sah er bei einer eben geschlachteten Kuh, und ebenso bei einem Lamm, die Temperatur auf Reizung der Nerven steigen; diese Beobachtungsweise lässt aber den Einwand zu, dass die warmen Muskeln bei der Contraction nur inniger an die (1/2 Zoll im Durchmesser haltende) Kugel sich angelegt haben. Die ersten völlig entscheidenden Versuche waren daher die von HELMHOLTZ (a. a. O.) angestellten an Froschmuskeln. HELMHOLTZ tetanisirte die Frösche vom Rückenmark aus, indem er nur den einen Schenkel durch seinen Nerven mit der Wirbelsäule in Verbindung liess, den andern ganz abschnitt, und die oben beschriebenen thermoelectrischen Streifen dergestalt durch beide (unenthäutete) Oberschenkel hindurchstiess, dass die Löthstellen in den Muskeln steckten. Durch 2—3 Minuten langen Tetanus stieg die ursprünglich in beiden Schenkeln gleiche Temperatur in dem contrahirten Schenkel um 0,14—0,18° C.; noch günstiger erwies sich directes Tetanisiren der Muskeln; die zur Reizung ausreichenden Inductionsströme bringen nämlich an sich, wie sich am abgestorbenen Schenkel zeigt, nur eine verschwindend geringe Erwärmung der Muskeln hervor.

Später gelang es HEIDENHAIN (a. a. O.) mittels seines sehr empfindlichen Apparats auch bei jeder einzelnen Zuckung Erwärmung des Muskels festzustellen. Dieselbe betrug für den Gastrocnemius 2—10 Scalentheile, was 0,001—0,005° C. entspricht.

SOLGER [2] und MEYERSTEIN & THIRY (a. a. O.) beobachteten beim Tetanisiren von Muskeln vor der Erwärmung eine rasch vorübergehende Abkühlung des Muskels, welche sie als „negative Wärmeschwankung" bezeichnen. HELMHOLTZ hatte davon Nichts gesehen. VALENTIN [3] konnte die Erscheinung weder an Murmelthiermuskeln noch an Froschmuskeln bestätigen, und HEIDENHAIN (a. a. O. S. 36, 125) der sie nur gelegentlich sah, überzeugte sich dass sie lediglich auf einer Fehlerquelle, nämlich auf Verschiebung der Löthstellen im oder am Muskel beruht.

---

1 BUNZEN, Beitrag zu einer künftigen Physiologie S. 114. Kopenhagen 1805. (Nach Gilbert's Ann. d. Physik XXV. S. 157. 1807.)

2 SOLGER, Studien des physiol. Instit. zu Breslau II. S. 125. Leipzig 1863.

3 VALENTIN, Molesch. Unters. IX. S. 242. 1865; Arch. f. d. ges. Physiol. I. S. 457. 1868.

## III. Beziehungen zwischen dem Betrage der Wärmebildung und den Variablen der Muskelcontraction.

Die weiter anzuführenden Thatsachen, welche fast durchweg im Anschluss an theoretische Betrachtungen gewonnen sind, lassen sich nicht gut von solchen getrennt darstellen. Wir werden deshalb hier zunächst auf die theoretische Bedeutung der musculären Wärmebildung eingehen müssen.

Den anscheinend einfachsten Fall stellt der tetanisirte Muskel während gleichmässiger Erhaltung des verkürzten Zustandes dar; wir haben hier einen durch beständige Reizung erzwungenen Zustand des Muskels, welcher nur unter beständiger chemischer Umsetzung unterhalten werden kann. Da äussere Arbeit in diesem Zustande nicht geleistet wird, so muss nothwendig die ganze Summe der durch die chemische Umsetzung frei werdenden Kräfte als Wärme auftreten, und die letztere ist in aller Strenge ein Mass der ersteren. Da dieser Satz aus allgemeinen physicalischen Principien ohne Weiteres feststeht, so ist das Studium der Wärmebildung im Tetanus nichts anderes als ein Mittel, den Umfang der chemischen Processe unabhängig von deren speciellerer Beschaffenheit zu ermitteln. Wir haben aber kein Mittel den complicirten Fall der Wärmebildung im Beginn des Tetanus experimentell vollständig auszuschliessen, da der Tetanus unmöglich lange genug unterhalten werden kann, um die Wärmemessung erst geraume Zeit nach dem Beginn des Tetanus ihren Anfang nehmen zu lassen; indess lässt sich dieser Uebelstand dadurch einigermassen umgehen, dass man Tetani von verschiedener Dauer, aber gleicher Intensität, mit einander vergleicht. Eine absolute Messung der gebildeten Wärme in Calorien scheiterte bisher an der ungenügenden Kenntniss der Wärmecapacität des Muskels (vgl. hierüber S. 99); man begnügte sich deshalb damit die Erwärmung allein zu bestimmen, und am gleichen Muskel für die Variablen des Tetanus zu vergleichen. Als solche kommen (ausser der Dauer im obigen Sinne) in Betracht: die Spannung des Muskels, sei es durch Gewichte, sei es durch Verhinderung der Verkürzung, ferner die Intensität und Frequenz der Reize, endlich der Zustand des Muskels in Bezug auf Temperatur, Ermüdung, Absterben u. dgl.

In dieser Hinsicht hat HEIDENHAIN (a. a. O.) eine fundamentale Thatsache gefunden. Je grösser die Spannung des Muskels, um so grösser ist cet. par. seine Erwärmung im Tetanus, um so grösser also der durch gleiche Reize hervorgerufene chemische Umsatz. Dies Resultat, dessen nähere Begründung zweckmässiger weiter unten er-

folgt, wurde auch durch directere Messung des Umsatzes mittels der Säureproduction und später auch mittels der Production von Alkohol-Extractivstoffen[1] bestätigt (vgl. den Abschnitt über Muskelchemie).

Viel verwickelter gestalten sich die Verhältnisse während des Verkürzungsvorgangs selbst, also im Beginn des Tetanus oder bei einer einzelnen Zuckung. Hier werden die chemischen Processe theils zur Leistung äusserer Arbeit, theils zur Wärmebildung verwandt, und letztere erscheint als ein unwillkommnes, aber selbst bei einer idealen Maschine nicht völlig vermeidbares Nebenproduct, als eine „Unzweckmässigkeit", wie man sich ausgedrückt hat. Die zunächst sich aufdrängende Frage ist nun die nach dem Verhältniss zwischen Wärmebildung und mechanischer Arbeit. Die Beantwortung dieser Frage gestattet nicht bloss einen Blick in den Grad der Zweckmässigkeit der Muskelmaschine, sondern giebt den viel wichtigeren Aufschluss, ob überhaupt die Wärmeproduction in ihrem Hauptheil in tieferem Zusammenhang mit der Arbeit steht (von einem gewissen Theil steht dies aus allgemeinen Principien fest), oder ob sie grossentheils von ganz anderen neben der Arbeit bestehenden, und von ihr unabhängigen Vorgängen herrührt.

Von vorn herein war man geneigt einen tieferen Zusammenhang anzunehmen, in dem Sinne etwa, dass der Umsatz im Muskel, d. h. die Summe Arbeit + Wärme, oder äussere + innere Arbeit, wesentlich von der Reizgrösse abhänge, der Wärmeantheil aber um so grösser sei, je kleiner die mechanische Arbeit; letztere aber hänge von den mechanischen Widerständen etc. ab; die beiden Extreme würden demnach gebildet einerseits durch die Zuckung mit derjenigen mittleren Belastung, welcher die grösste Arbeit entspricht, oder noch besser mit Entlastung während der Zuckung (vgl. S. 78), andrerseits durch Erregung des auf der Ruhelänge festgehaltenen Muskels oder durch den tetanischen Beharrungszustand, wo die äussere Arbeit Null ist.

Von solchen Erwägungen ausgehend hat zuerst Béclard (a. a. O.) an Fröschen und an sich selbst Versuche angestellt, in welchen die Wärmeentwicklung bei „statischer" und „dynamischer Contraction" der gleichen Muskeln (d. h. bei Hinderung der Verkürzung oder tetanischem Halten, und bei periodischem Heben einer Last) verglichen wurde. In der That zeigte sich bei rhythmischer Reizung von Froschmuskeln eine grössere Erwärmung (thermoelectrisch gemessen) wenn die Verkürzung gehindert wurde, als wenn Lasten wirklich gehoben

1 Heidenhain, nach Versuchen von Nigetiet und Hepner, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 574. 1870.

wurden.[1] An sich selbst mass BÉCLARD die Erwärmung des rechten Biceps brachii durch die Haut hindurch mit dem Thermometer (vgl. S. 154); mit der rechten Hand wurde ein Gewicht gehoben, das an einem über zwei Rollen gehenden Seile hing (Fig. 31), dergestalt, dass der linke, nicht zur Messung benutzte Arm das Gewicht zugleich regieren konnte. Die Versuche bestanden nun in folgendem: $A$ das Gewicht wird vom rechten Arm in einer bestimmten Höhe während einer gewissen Zeit festgehalten, nämlich so, dass der Zeiger $V$ auf den Theilstrich $m$ zeigt; die Unterlage $d$ wird vor dem Versuche entfernt; Erholungspausen werden gemacht, während welcher die linke Hand das Seil hält. $B$ das Gewicht wird vom rechten Arm periodisch von $i$ bis $s$ gehoben und mittels des Seils dem linken übergeben, der es wieder senkt (um das Herabfallen zu ersetzen). $C$ der rechte Arm hebt und senkt das Gewicht abwechselnd zwischen $i$ und $s$. War für alle drei Versuche die Zeit der Inanspruchnahme des Muskels gleich lang, so fiel die Wärmeentwicklung in $A$ grösser aus als in $B$, und in $C$ ebensogross als in $A$. Ersteres Resultat ist im Sinne der oben angeführten Vermuthung, das letztere aber erklärte sich BÉCLARD folgendermassen: Beim Heben des Gewichtes leistet der Muskel Arbeit; beim Senken desselben, so dass es unten ohne lebendige Kraft anlangt, leistet das Gewicht eine ebensogrosse Arbeit umgekehrt am Muskel; beide Arbeiten compensiren sich zu Null, die Wärmebildung muss also so sein als ob der Muskel ohne Arbeit zu leisten bei der Mittelstellung zwischen $s$ und $i$, d. h. bei $m$, das Gewicht tetanisch gehalten hätte.[2] In einer anderen, nur an-

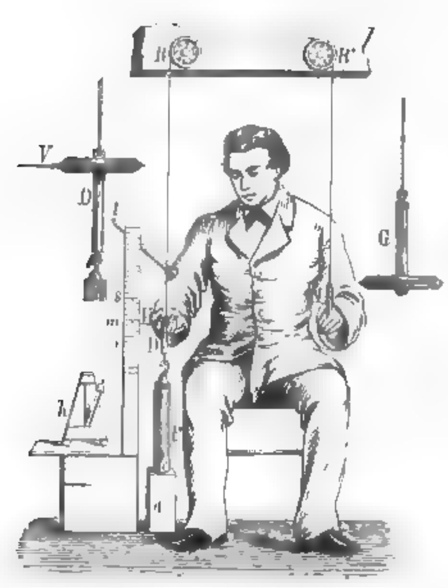


Fig. 31. BÉCLARD's thermodynamischer Versuch am Menschen.

1 BÉCLARD selbst betrachtet diese Versuche an Froschmuskeln wegen gewisser Fehlerquellen als nicht absolut beweisend.

2 Diese völlig richtige Theorie BÉCLARD's ist später mit Unrecht angegriffen worden. Es ist ganz klar, dass wenn das Gewicht von $s$ nach $i$ frei fiele, es unten mit der lebendigen Kraft $\frac{1}{2} m v^2 = p \,.\, si$ ankommen würde; indem nun der Muskel fortwährend die Fallgeschwindigkeit vernichtet, leistet die Schwere an ihm die Arbeit

gedeuteten Versuchsreihe (a. a. O. p. 178) suchte Béclard die beiden Acte des Versuchs *C* zu trennen, d. h. die Wärme zu vergleichen wenn der Muskel das Gewicht nur regelmässig von *i* bis *s* hob, oder nur regelmässig senkte; er erwartete dass im ersten Falle die Temperatur niedriger, im zweiten höher sein würde als bei gleich langem Tetanus in *m*; diese Versuche scheinen indess resultatlos geblieben zu sein. Analoge Versuche, welche Dufour[1], jedoch mit Messung der Körpertemperatur beim Auf- und Absteigen von Treppen, angestellt hat, lassen mancherlei Bedenken zu. Dupuy[2], welcher Béclard's Versuche wiederholte, erhielt wie dieser in *A* und *C* gleiche Wärmemengen, dagegen in *B* nicht kleinere, sondern grössere; er verwirft daher Béclard's theoretische Anschauungen.

Béclard zieht natürlich aus seinen Versuchen folgenden Schluss: durch tetanische Muskelcontraction wird im Muskel eine Energiemenge frei, die der Dauer und der mittleren Intensität der Contraction (bei gleicher Belastung) proportional ist, dagegen unabhängig davon wie sich die Anstrengung auf die Zeit vertheilt, und ob und wie viel positive oder negative Arbeit geleistet wird. Was von dieser Energie nicht als mechanische Arbeit auftritt, erscheint als Wärme.

Die Béclard'schen Versuche betreffen, abgesehen von der Mangelhaftigkeit der Messungsmethode, nur die beiden Extreme der grössten und der fehlenden Arbeit. Umfassender hat Heidenhain an isolirten Froschmuskeln die Frage in Angriff genommen. Zunächst machte der Muskel, bei stets maximaler Reizung Zuckungen mit verschiedenen Belastungen, wobei die Hubhöhe graphisch, und die Temperaturerhöhung mit der Thermosäule bestimmt wurde.[3] Arbeit und Wärmebildung war somit direct bekannt, und es wurde gefragt, ob sie sich zu einer constanten Summe ergänzen.[4] Dies

---

*p . si*, welche nothwendig als Wärme in ihm auftreten muss; analoge Fälle sind: das langsame Fallen eines Papierschnitzels in Luft, oder der Fall eines Uhrgewichts: das Pendel vernichtet die Geschwindigkeit; die lebendige Kraft, die bei freiem Fall mit vollkommen elastischem Aufschlag das Gewicht bis zur ursprünglichen Höhe wieder zurückgeschleudert hätte, ist statt dessen in Wärme verwandelt, welche in Summa der Arbeit äquivalent ist, die zum Wiederaufziehen der Uhr erforderlich wäre. Béclard ist also im Recht, wenn er behauptet, dass der Muskel beim Senken des Gewichts ebensoviel negative Arbeit leistet, wie beim Heben positive. Wenn ferner eingewendet worden ist, dass der mittlere Betrag des Tetanus in der Reihe *C* kleiner sei als in *A*, so ist eben übersehen worden, dass der Tetanus in *A* der Mitte *m* der Hebe- und Senkstrecke *si* entsprach.

1 Dufour. La constance de la force et les mouvements musculaires. (Zürcher Dissert.) Lausanne 1865.

2 Dupuy, Gaz. méd. d. Paris 1865. p. 626, 646.

3 Es wurden immer drei Zuckungen unter gleichen Bedingungen unmittelbar hintereinander ausgeführt, um grössere Erwärmungen zu erhalten.

4 Es ist nicht überflüssig, zu bemerken, dass diese Frage nicht identisch ist mit der von Béclard behandelten (s. unten).

ist nun nicht der Fall, sondern die Wärmebildung wächst bis zu einer gewissen Grenze der Belastung mit der Arbeit; sie fängt an zu sinken bei einer Belastung die etwas kleiner ist als diejenige, welcher das Arbeitsmaximum entspricht (vgl. S. 76). Beide Maxima liegen um so tiefer, je weiter die Ermüdung vorschreitet. Wurde ferner der Muskel, nachdem er belastet war, fixirt, und nun gereizt, so wuchs wiederum die Wärmebildung mit der dem Muskel ertheilten Anfangsspannung bis zu einer gewissen Grenze. Die Summe der freiwerdenden Kräfte ist also bei maximaler Reizung nicht bloss im Tetanus, wo sie nur als Wärme auftreten, sondern auch bei der Verkürzung, wo sie sich auf Wärme und Arbeit vertheilen, keine Constante, sondern eine Function der Spannung; je grösser diese, um so stärkeren chemischen Umsatz ruft der maximale Reiz hervor (bis zu einer gewissen Grenze). Vergleicht man weiter die Wärmebildung bei gleicher Anfangsspannung, aber einmal bei gestatteter, einmal bei verhinderter Zusammenziehung, so ist die Wärmebildung das zweite Mal grösser als das erste. Aber es wäre ein Irrthum diesen letzteren Versuch nun als Beweis zu nehmen, dass je mehr Arbeit, um so weniger Wärme gebildet wird; denn nur die Anfangsspannung ist in den beiden verglichenen Fällen gleich, nicht aber die Spannung während der Verkürzung, die das erste Mal gleich bleibt, das zweite Mal wächst. Heidenhain überzeugte sich, dass sowohl Anfangsspannung als die Spannungen während der Contraction für die freiwerdenden Kräfte massgebend sind; die Wärmemengen wachsen nämlich sowohl bei constanter Anfangsspannung mit den „Ueberlastungen“ (S. 31), die man dem Muskel zu heben giebt, als auch bei variabler Anfangsspannung und constanter Ueberlastung mit der ersteren.[1] Also in jedem Stadium hat die Spannung auf die Grösse des Umsatzes Einfluss[2], ja sogar im Erschlaffungsstadium, wie später gefunden wurde (s. unten). Alle angeführten Thatsachen wurden auch für tetanisirende Reizung bestätigt, was oben schon bemerkt ist. Ferner sei hier erwähnt, das Lamansky[3] auch die negative Schwankung des Muskelstroms mit der Anfangsspannung des Muskels bis zu einer gewissen Grenze wachsen sah (vgl. d. 8. Capitel).

Die Ermüdung wirkt, wie Heidenhain fand, sowohl im Tetanus als bei der Einzelzuckung auf die Wärmebildung früher vermindernd ein als

1 Aehnliche Versuche hat mit gleichem Resultate später Nawalichin in der unten zu citirenden Arbeit angestellt.

2 Das gleiche Resultat erhielt später Fick (Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 59. 1877), indem er die Zuckung durch die S. 77 schon erwähnten „Schwungmassen“ in die Länge zog, wobei wegen grösserer Spannung im Laufe der Verkürzung die Wärmebildung stieg.

3 Lamansky, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 193. 1870.

auf die Hubhöhe. Etwas Aehnliches fand später Nawalichin (s. unten) für den Einfluss der Ernährung; bei schlecht genährten Fröschen ist die Wärmebildung der Muskeln mehr als die Arbeit erniedrigt.

Heidenhain hatte, wie man sieht, eine ganz andere Frage als Béclard aufgestellt. Letzterer hatte gefunden, dass bei constanter Spannung die Summe Arbeit + Wärme der Intensität und Dauer des Verkürzungszustandes proportional ist, Heidenhain dagegen, dass die Reizstärke allein die Grösse Arbeit + Wärme nicht bestimmt, sondern letztere von der Spannung wesentlich mit bedingt wird. Da Béclard während der Tetanuszeiten die Spannung constant erhalten hatte, wurden seine Versuchsresultate keineswegs durch die Heidenhain'schen umgestossen. Fick[1] kehrte alsbald zu der Béclard-schen Frage zurück, und variirte die Arbeit, ähnlich wie dieser, nicht durch Aenderung der Last, sondern durch die Art der Erschlaffung: er experimentirte aber wie Heidenhain am Froschmuskel, und zwar auf folgende sehr sinnreiche Weise, durch einen in Fig. 32 abgebildeten Apparat, den „Arbeitssammler". Die drehbare Messingscheibe $MM$ wird durch das sie umgreifende Rähmchen $RR_1$, an dessen linker Seite der Muskel angreift, bei den Zuckungen des letzteren mitgenommen, und zwar mittels der Klemmsperrung $H$, die mit dem Klötzchen $K$ am Rande der Scheibe lehnt, und dreht sich also bei jeder Zuckung des Muskels um ein bestimmtes Stück im Sinne des Uhrzeigers; sie windet dabei die Wagschale auf, deren

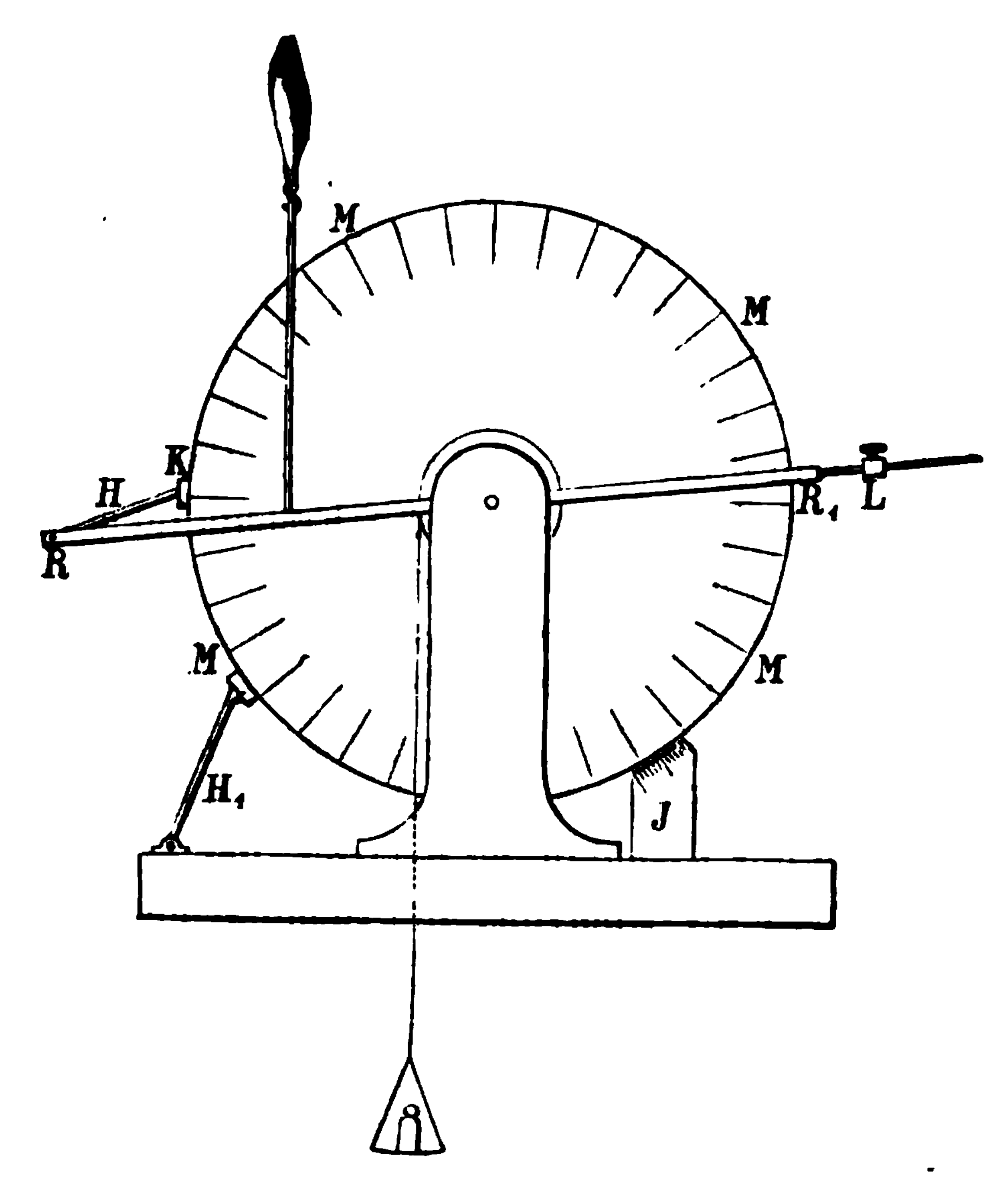


Fig. 32. Fick's „Arbeitssammler".

1 Fick, Untersuchungen aus dem physiol. Labor. der Zürcher Hochschule S. 5. Wien 1869.

Faden um eine Welle an der Scheibe geschlungen ist. Lehnt die untere Klemmsperrung $H_1$ mit dem Klötzchen $M$ gegen die Scheibe, so wird die Scheibe nach jeder Drehung festgehalten, das Gewicht also durch eine Reihe von Zuckungen immer weiter aufgewunden. Wird dagegen $H_1$ von der Scheibe entfernt und zurückgelehnt, so fällt das Gewicht nach jedem Hube wieder zurück, die Scheibe geht nur mit dem Hebel $RR_1$ hin und her. Bei angelehntem $H_1$ leistet also der Muskel durch seine Zuckungen nutzbare Arbeit, deren Betrag an der Theilung der Scheibe abgelesen werden kann, bei zurückgelehntem $H_1$ nicht. Trotzdem ist seine Spannung in beiden Fällen genau die gleiche, so dass also die von Heidenhain postulirte Bedingung verwirklicht ist. In der That fand sich nun in dem Falle wo keine nutzbare Arbeit geliefert wurde, die Wärmebildung (mit dem Heidenhain'schen Apparat gemessen) entsprechend vergrössert [1], ohne dass freilich die Versuche genau genug wären, um eine Aequivalenz des Plus an Wärmebildung und der im andern Falle geleisteten Arbeit ergeben zu können. Beim arbeitenden Muskel ergab sich die Arbeit zu etwa 34—55 pCt. der gesammten freiwerdenden Energie.

Allein diese Versuche sind, wie Heidenhain [2] weiter zeigte, nicht einwandsfrei; da nämlich die Erschlaffung des Muskels nicht plötzlich erfolgt, wie schon der absteigende Theil der Zuckungscurve lehrt, der keine blosse Fallcurve ist, so ist es möglich, dass auch in diesem Stadium noch chemische Processe stattfinden, deren Betrag von der Spannung abhängig ist; dann aber könnte der Mehrbetrag der Wärme im nicht arbeitenden Muskel zum Theil daher rühren, dass derselbe während der Erschlaffung belastet, der am Arbeitssammler arbeitende aber durch die Sperrung der Scheibe entlastet ist. Wirklich fanden Heidenhain's Schüler Landau und Paculy, dass ein Muskel, der jedesmal auf der Höhe der Zuckung entlastet wird [3], langsamer ermüdet, und weniger Säure bildet, als wenn er auch während der Erschlaffung gespannt ist.

Die Wärmebildung bei der Erschlaffung des Muskels ist später unter Heidenhain's Leitung von Steiner [4] auch directer festgestellt

1 Die unmittelbare Quelle des Plus an Wärmebildung ist die plötzliche Dehnung des Muskels durch das frei fallende Gewicht.

2 Heidenhain, mit Landau und Paculy, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 423. 1869.

3 Zu dieser Entlastung diente ein am Myographionhebel hängendes schräges Stäbchen, dessen unteres Ende bei der Hebung des Hebels auf einer Zahnleiste entlang geschleppt wurde, und so sich fangend den Hebel auf der Höhe unterstützte, also eine Zahnsperrung statt der Fick'schen Klemmsperrung.

4 Steiner, Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 196. 1875.

worden. Auf der Höhe der Contraction kommt der Myographionhebel unter den hakenförmigen Griff eines Gewichtes und bildet dadurch eine Nebenschliessung zu einem Electromagneten; letzterer hielt bisher das Gewicht schwebend und überlässt durch seine Demagnetisirung die Last dem Myographionhebel; so konnte der Muskel auf der Höhe seiner Contraction beliebig belastet werden. Es zeigte sich nun die Wärmebildung um so grösser, je stärker der Muskel bei der Erschlaffung belastet ist, und am geringsten wenn er durch die in der Anmerkung erwähnte Zahnsperrung sich ganz unbelastet wieder ausdehnt. Auf diese Weise ist (da wie sogleich erörtert werden wird die Dehnung selber ohne Einfluss ist) mittelbar erwiesen, dass ein Theil der wärmebildenden Processe auf das Erschlaffungsstadium fällt, was aus theoretischen Gründen auch FICK in einer unten zu erwähnenden Arbeit kurz zuvor vermuthet hatte.

Während die meisten bisher erwähnten Untersuchungen nur mit maximaler Reizung angestellt wurden, hat NAWALICHIN [1] unter HEIDENHAIN's Leitung den Einfluss der Zuckungshöhe auf die Wärmebildung untersucht. Mit gradlinigem Ansteigen der ersteren wächst auch letztere [2], jedoch nicht gradlinig, sondern mit zunehmender Steilheit; drei kleine Zuckungen entwickeln also zusammen weniger Wärme als eine einzige, die der Summe der ersteren gleich ist (oder besser, um auch hier Wiederholung einzuführen, als der dritte Theil der Wärmeproduction dreier Zuckungen von letzterer Grösse); darf man diese Thatsache so deuten, dass der Stoffumsatz bei grossen Zukkungen relativ gross ist, so würde dies zu der Erfahrung stimmen, dass die gleiche Arbeit sparsamer mit vielen kleinen Anstrengungen erreicht wird als mit wenigen grossen, eine Bergbesteigung z. B. auf dem längeren, weniger steilen Wege, weniger ermüdet. Längere Dauer höherer Zuckungen bestreitet NAWALICHIN (vgl. S. 34), sie kann also die Erscheinung nicht erklären. Er meint, die Verkürzung erfordere einen um so grössern Aufwand an Stoffumsatz zu ihrer Fortsetzung, je weiter sie bereits vorgeschritten ist, da die mithelfenden elastischen Kräfte im Laufe des Hubes sich immer mehr erschöpfen, also die contractilen Kräfte mehr in Anspruch genommen werden müssen.

Ueber den Betrag der Wärmeentwicklung im Tetanus liegen noch einige weitere Untersuchungen vor. Zunächst ist dieselbe nach

1 NAWALICHIN, Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 293. 1876.

2 Auch entspricht „übermaximalen“ Zuckungen eine übermaximale Wärmebildung. — Das Steigen der Wärmebildung mit der Hubhöhe haben für Tetanus schon MEYERSTEIN & THIRY (a. a. O.) nachgewiesen.

Heidenhain[1] und Fick[2] unabhängig von der Reizfrequenz, ausser so lange Vermehrung der letzteren noch die Intensität des Tetanus vermehrt. Die unwirksam hinzukommenden Reizstösse vermehren also den Umsatz nicht. Hiermit stimmt gut die Angabe Nawalichin's (a. a. O.) dass wenn zwei Reize so rasch auf einander folgen, dass keine Superposition der Zuckungen stattfindet, d. h. der zweite Reiz wirkungslos ist (vgl. oben S. 40), auch die Wärmebildung nicht grösser ist als bei einem einzigen Reiz. (Die S. 119 discutirte Frage, ob unwirksame Reize zur Ermüdung beitragen, würde hiermit zusammenhängen.)

Der Dauer des Tetanus ist, wie Fick (a. a. O.) findet, die Wärmeentwicklung nicht proportional, sondern bei kurzem Tetanus relativ grösser. Er schliesst daraus, dass der Verkürzung und Erschlaffungsact, wenigstens der erstere, mit beträchtlicherer Wärmebildung verbunden sei als die Erhaltung des verkürzten Zustandes. Allein das gleiche Resultat müsste wie mir scheint selbst dann erscheinen, wenn die Verkürzung überhaupt ohne Wärmeentwicklung verliefe; denn da wegen der beständigen Wärmeabgabe die Temperatur des Muskels bei unterhaltenem Tetanus nicht in infinitum steigen kann, sondern sich einem Grenzwerth asymptotisch annähern muss, so muss die Gestalt der Curve darin ihren Ausdruck finden, dass die Temperatur in den ersten Tetanuszeiten relativ mehr steigt als in den späteren. Fick giebt freilich an, dass auch eine Reihe von Zuckungen den Muskel mehr erwärmt als ein gleich langer Tetanus (dies wäre entgegen Béclard, und übereinstimmend mit Dupuy, s. oben S. 163); indess fragt es sich, ob in diesen Versuchen der Einfluss der Reibung als Null betrachtet werden darf.

Ueberblickt man die mitgetheilten Untersuchungen, so wird man finden, dass von den oben S. 161 aufgeworfenen Fragen kaum eine beantwortet ist. Wie zu erwarten war, hat sich bestätigt, dass das Princip der Erhaltung der Kraft auch am Muskel gilt, d. h. dass wo unter gleichem Erregungszustande des Muskels weniger Arbeit geleistet wird, dafür um so mehr Wärme auftritt; es fehlte nur, auf diesem Wege auch das mechanische Wärmeäquivalent zu bestimmen, um für solche welche etwa die Allgemeingültigkeit jenes Gesetzes bezweifelten, einen Beweis zu liefern, der übrigens wohl am wenigsten der Zweck der einschlägigen Bemühungen war. Ueber diese Beziehungen hinaus ist aber über das Verhältniss von Wärme und Ar-

---

1 Heidenhain, Mechanische Leistung etc. S. 128.

2 Fick, Beiträge zur Anat. u. Physiol. als Festgabe f. C. Ludwig I. S. 153. Leipzig 1874.

beit im Muskel nichts Wesentliches ermittelt worden. Wer will, kann noch heute annehmen, dass der Muskel neben dem Contractionsapparat einen Heizapparat enthalte, beide ohne alle gegenseitigen Beziehungen, und dass letzterer nebenbei durch Vernichtung oder Verhinderung von Arbeit auch zu Wärmebildung führen könne. Die brennende Frage, wieviel der Muskel, um eine gewisse Arbeit zu verrichten, zugleich Wärme zu produciren gezwungen sei, ja ob ein solcher Zusammenhang existire, ist noch gar nicht in Angriff genommen. Eigentlich haben sich die myothermischen Untersuchungen nur in Einer Richtung wahrhaft fruchtbar erwiesen, nämlich als ein Mittel den chemischen Umsatz im Muskel indirect zu messen. Und so ist auch das wichtigste Resultat eben das gewesen, dass der ausgelöste chemische Umsatz nicht bloss von der auslösenden Kraft des Reizes, sondern auch von der Spannung abhängt.

Aber selbst hier, und überhaupt mit Bezug auf alle Untersuchungen dieses Gebietes, muss nachdrücklich darauf hingewiesen werden, dass der ausgeschnittene Muskel mit dem ganz normal ernährten nicht streng vergleichbar ist, und daher die Frage ernstlich zu erwägen sein wird, wieweit die an ihm gewonnenen Resultate auf den letzteren übertragen werden dürfen. Grade die neueren Untersuchungen haben gezeigt, dass der Muskel nach dem Ausschneiden unzweckmässiger wird, besonders auch in der Richtung des schnellen und vollständigen Ablaufs seiner Processe. Ferner sind die angewandten Reize von den natürlichen verschieden, die zum Tetanus benutzte Reizfrequenz meist grösser als die natürliche, alle Zuckungsversuche im Grunde unnatürliche Anstrengungsarten des Muskels, und ebenso alle Versuche mit starken, dehnenden Belastungen.[1] Vielleicht also arbeitet der lebendige Organismus viel sparsamer als es nach jenen Versuchen scheint, vielleicht ist in jenem der Tetanus mit bedeutend geringerer und die Contraction selbst mit verschwindend kleiner Wärmeentwicklung verbunden. Leider sind die Aussichten, solche Versuche am lebenden Organismus erfolgreich anzustellen, aus schon angegebenen Gründen sehr gering.

Die wenigen vorhandenen numerischen Beziehungen zwischen Wärme und Arbeit haben deshalb nur für den ausgeschnittenen Muskel einigen Werth. Wie schon oben erwähnt, fand Fick in einer früheren Untersuchung die Arbeit zu 34 – 55 pCt. der ganzen Muskelleistung. In einer neueren, nach verbesserter Methode angestellten Untersuchung, mit Hartseneck, fand Fick[2] das Verhältniss viel ungünstiger, nämlich zu 1 : 3,5

1 Auch die thermischen Wirkungen jeder Unvollkommenheit der Muskelelasticität sind zu berücksichtigen; vgl. oben S. 77.
2 Fick, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 59. 1877.

bis 23,6 (d. h. 29—4 pCt.), und zwar traten die günstigeren Verhältnisse bei grösserer Spannung vor oder während der Zuckung (durch Anwendung von „Schwungmassen") ein. Der höchste Leistungsbetrag bei directer Maximalreizung ergab sich pro grm. Froschmuskel zu 0,0031 Calorien, eine Wärmemenge, welche der Verbrennungswärme von 0,8 mgrm. Kohlenhydrat oder 0,3 mgrm. Fett entsprechen würde. Uebrigens sind die Wärmemengen von Fick etwas zu hoch berechnet worden, weil er die Wärmecapacität des Muskels = 1 (statt 0,825, vgl. S. 99) angenommen hatte; das Verhältniss der nutzbaren Arbeit ist also etwas günstiger als es sich darstellte. Allein man würde überhaupt wie gesagt sehr fehl gehen, wenn man die Unzweckmässigkeit (dies Wort beruht auf der freilich anfechtbaren Vorstellung, dass der Muskel zur Arbeit und nicht zur Heizung da sei), höchstens 29 pCt. des aufgewendeten Consums als Arbeit zu ergeben, auf den lebenden Muskel übertragen wollte; die Verhältnisse waren durch Absterben, directe maximale Reizung (die sogar Verkürzungsbeharrungen macht), und die Leistungsform der Zuckung, sehr ungünstig.

## IV. Ueber thermische Processe bei passiven Formveränderungen des Muskels.

Im Allgemeinen ändern Körper durch Dehnung ihre Temperatur. Metalldrähte kühlen sich durch Dehnung nach Joule[1] und Edlund[2] ab, und erwärmen sich bei der Wiederzusammenziehung, Kautschuk und andere Colloidsubstanzen verhalten sich nach Joule umgekehrt; man kann sich leicht überzeugen, dass ein plötzlich gedehnter Kautschukstreifen warm erscheint, wenn man ihn an Stirn oder Lippe hält; lässt man ihn, nachdem er wieder die Temperatur der Umgebung angenommen, sich plötzlich wieder zusammenziehen, so erscheint er kalt. Diese Erscheinung hängt innig zusammen mit der schon oben S. 100 erwähnten verkürzenden Wirkung der Wärme auf Kautschuk. Da aber der lebende Muskel sich in letzterer Hinsicht wie Kautschuk verhält, so darf man erwarten, dass er sich auch beim Dehnen erwärmt, beim Nachlass der Dehnung abkühlt.

Dies Verhalten ist nun in der That von einigen Autoren am Muskel beobachtet worden, zum Theil schon ehe Schmulewitsch auf den eben angeführten Zusammenhang aufmerksam gemacht hat; aber auch entgegengesetzte Angaben existiren. Meyerstein & Thiry[3] beobachteten bei der Dehnung zuerst eine Abkühlung, und dann eine schwache Erwärmung, Heidenhain sah anfangs[4] Erwärmung bei der

1 Joule, Phil. Mag. (4) XIV. p. 226. 1857; XV. p. 538. 1858.
2 Edlund, Ann. d. Physik CXIV. S. 1. 1861; CXXVI. S. 539. 1865.
3 Meyerstein & Thiry, Ztschr. f. rat. Med. (3) XX. S. 67. 1863.
4 Heidenhain, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1863. S. 545.

Dehnung, erklärte aber später[1] dieselbe als Wirkung von Fehlerquellen, und auch STEINER[2] bestritt sie; dagegen wurde sie wiederum behauptet, wenigstens für den lebenden Muskel, welcher allein nach ihm das Verhalten des Kautschuks zeigt (vgl. oben S. 100), von SCHMULEWITSCH[3] und für todten und lebenden Muskel (für ersteren stärker) von WESTERMANN.[4] SCHMULEWITSCH behauptet auch, dass der Muskel beim Dehnen sich verdichtet, wie es zur Erklärung der Erwärmung (im Gegensatz zur Abkühlung der Metalldrähte, deren Volumen durch Dehnung zunimmt) erforderlich ist.

## V. Die Wärmebildung bei der Todtenstarre.

Dass die Todtenstarre mit einer Wärmeentwicklung verbunden sei, wurde zuerst vermuthungsweise ausgesprochen, um für die am Menschen vielfach beobachtete „postmortale Temperatursteigerung"[5] ein Erklärungsprincip zu gewinnen. MONTI[6] sah die letztere nach Cholera um so entschiedener auftreten, je schneller und stärker sich die Todtenstarre entwickelte, und WALTHER[7] sah sie an Kaninchen, welche gefesselt der Sonnenhitze ausgesetzt waren, zugleich mit hochgradiger Erstarrung auftreten. Da bei der Todtenstarre im Muskel Gerinnungen stattfinden, und beim Uebergang von Stoffen aus dem flüssigen in den festen Aggregatzustand nothwendig Wärme frei wird, hielt WALTHER den angedeuteten Zusammenhang für höchst wahrscheinlich. Als die Verdichtung der Muskeln bei der Erstarrung gefunden war (s. S. 144), war ein weiteres physicalisches Moment für eine Wärmebildung bei der Erstarrung gegeben. Es fragte sich nur, ob diese Momente hinreichen um die Erwärmung zu erklären; dies zu entscheiden fehlt jeder Anhaltspunkt, da weder die Menge des sich ausscheidenden Myosins, noch die Solidificationswärme der Eiweisskörper, noch der Verdichtungscoëfficient der Erstarrung etc. bekannt sind. HUPPERT[8] versuchte directer die WALTHER'sche Ver-

1 HEIDENHAIN, Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit S. 54. Leipzig 1864.
2 STEINER, Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 196. 1875.
3 SCHMULEWITSCH, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 83; Compt. rend. LXVIII. p. 936. 1869.
4 WESTERMANN, Ein Beitrag zur Physik des Muskels. Dorpat 1868.
5 Die Literatur dieser Erscheinung und der Versuche sie zu erklären s. im 4. Bande; auch muss bezüglich der Frage, ob die Wärmebildung beim Erstarren die einzige Ursache der postmortalen Temperatursteigerung darstellt, auf den genannten Band verwiesen werden.
6 MONTI, Jahrb. d. Kinderheilkunde VIII. S. 109. 1866.
7 WALTHER, Bull. d. Petersburger Acad. XI. S. 17 (biologische Auszüge VI. S. 138). 1866.
8 HUPPERT, Arch. d. Heilkunde VIII. S. 321. 1867.

muthung zu stützen; er verglich nämlich unter möglichst gleichen Verhältnissen die Abkühlungscurve nach dem Tode mit der nach künstlicher Wiedererwärmung der Leiche auf die Todestemperatur. In einem Versuche wo die Erstarrung während der Beobachtungszeit eintrat, dauerte die Abkühlung bis auf 34° (im Rectum) 139 Minuten, nach Wiedererwärmung der starren Leiche 71,5 Minuten, und beim gleichen Versuch nach Lösung der Starre 64,75 Minuten. In einem Versuch mit später Starre dagegen dauerte die Abkühlung auf 34° 38,5 Minuten, während welcher keine Starre eintrat; in der wiedererwärmten starren Leiche dauerte die gleiche Abkühlung etwa gleiche Zeit (36,25 Minuten). Die so nachgewiesene postmortale Wärmebildung ist also an den Erstarrungsvorgang gebunden. Indess sind gewisse Fehlerquellen, namentlich die Ungewissheit ob die Wiedererwärmung alle Theile der Leiche gleichmässig durchdringt, schwer zu beseitigen.

Neue Gründe eine Wärmebildung bei der Erstarrung zu vermuthen, und zwar eine erheblichere als die oben erwähnten physicalischen Vorgänge vermuthen liessen, stellten sich ein, als in der Erstarrung ein verwickelterer mit Kohlensäure- und Milchsäurebildung verbundener chemischer Process erkannt wurde. Namentlich postulirte eine von mir aufgestellte Anschauung von den Beziehungen zwischen Contraction und Starre eine erhebliche Wärmeproduction für letztere.[1] Von diesem Standpunkt ausgehend stellten unabhängig von einander DYBKOWSKY & FICK[2] und SCHIFFER[3] directe Versuche an Muskeln an. Erstere umwickelten das Gefäss eines feinen Thermometers mit etwas vorgewärmten lebenden Frosch- oder Kaninchenmuskeln und senkten es in Wasser von derjenigen Temperatur, welche Wärmestarre herbeiführt; dies Wasser enthielt ein zweites genau verglichenes Thermometer. Beim Erstarren stieg das mit Fleisch umwickelte Thermometer häufig über das andere, obwohl ersteres sammt dem Fleisch erst auf die Temperatur des Wassers erwärmt werden musste (letzterer Umstand erklärt vollkommen die negativen Resultate); beim Abstreifen des Fleisches sank der Stand des Thermometers sofort auf den des andern; die Wärmestarre ist also mit selbstständiger Wärmebildung im Muskel verbunden. Auch bei der spontanen Erstarrung rasch abgekühlter Kaninchenmuskeln in einem Keller

1 Ich habe hierauf bei Gelegenheit eines Referates über die HUPPERT'sche Arbeit aufmerksam gemacht, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 457.

2 DYBKOWSKY & FICK, Vierteljahrschr. d. naturf. Ges. in Zürich 1867; abgedruckt in Unters. a. d. physiol. Labor. d. Züricher Hochschule S. 17. Wien 1869.

3 SCHIFFER, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 849; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 442.

liess sich eine Erwärmung feststellen. Thermoelectrische Versuche, in welchen ein lebender und ein starrer Muskel, beiden Flächen der Säule anliegend, allmählich auf die Erstarrungstemperatur erwärmt wurden, während zugleich die Länge des ersteren mit Hebel und Scala beobachtet wurde, ergaben ferner dass die Temperatur des lebenden Muskels zu der Zeit die des todten zu übersteigen anfängt, wo ersterer sich durch die Erstarrung zusammenzieht. SCHIFFER beobachtete die Erwärmung hauptsächlich an Fischen in deren Musculatur die eine Löthstellenreihe einer Nadelsäule versenkt wurde, während die andere sich im umgebenden Wasser befand. Einige Minuten nach Tödtung des Thieres durch Köpfen steigt seine Temperatur über die des Wassers, erreicht nach ³/₄ Stunden ein Maximum, um sich dann wieder mit der des Wassers auszugleichen. Beim Starrmachen von Froschschenkeln durch Injection von Säuren oder Alkohol konnte keine Wärmebildung nachgewiesen werden, woraus man schliessen kann, dass die obige rein physicalische Erklärung nicht ausreicht, denn diese Substanzen bewirken ausgedehntere Coagulationen als die Starre, ohne aber den für letztere characteristischen chemischen Process einzuleiten (vgl. oben S. 152).

---

## ACHTES CAPITEL.

# Galvanische Erscheinungen am Muskel.

### I. Einleitende Bemerkungen.

Die galvanischen Erscheinungen am Muskel bilden zusammen mit denjenigen am Nerven und an dem electrischen Organ der Zitterfische den wichtigsten Inhalt desjenigen Gebietes, welches kurz als „thierische Electricität" bezeichnet wird. Die ältere Geschichte dieses Gebietes ist mit unübertrefflicher Sorgfalt von E. DU BOIS-REYMOND in seinem berühmten Werke[1] dargestellt worden, welches selber in diesem Gebiete epochemachend war. Nur einige Hauptzüge dieser Geschichte mögen hier eine Stelle finden.

GALVANI's zuerst 1786 angestellter Versuch, zwischen Nerv und Musculatur eine metallische Verbindung herzustellen, bei deren Schluss Zuckung auftrat, wurde die Quelle zweier Disciplinen: des Galvanis-

---

[1] E. DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen über thierische Elektricität I. S. 29. 1848. Die ältere Literatur ist im Folgenden nicht angegeben, sondern a. a. O. aufzusuchen.

mus und der thierischen Electricität. Selbst Volta, welcher die wahre Ursache jener Zuckungen in der Ungleichartigkeit der beiden den feuchten Leiter berührenden Enden des Metalls, und in der dadurch bedingten Herstellung einer galvanischen Kette entdeckt hat, sah anfangs wie Galvani selbst in dem Versuche die durch den Metallbogen vermittelte Entladung einer in den thierischen Theilen vorhandenen Spannung. Der späteren Volta'schen Erklärung gegenüber machte Galvani geltend, dass auch ohne Metalle häufig Zukkung auftritt, wenn die thierischen Theile zum Kreise geschlossen werden, und obgleich Volta auch diesen Versuch auf die Bildung einer Kette aus heterogenen Leitern zurückzuführen suchte, wurde doch, namentlich auch durch A. von Humboldt's Bemühungen, schliesslich festgestellt, dass es eine thierische Electricität giebt, d. h. dass lebende thierische Theile electromotorische Kräfte besitzen, deren Strom, bei Schliessung zum Kreise, zur Erregung von Zuckungen genügt, und zwar ohne dass die Bildung einer Kette nach dem Schema der Volta'schen dabei nachweisbar ist. Allein weiterem Experimentiren zugänglich wurde die thierische Electricität erst, als Nobili im Jahre 1827 mit dem von ihm mit astatischem Nadelpaar versehenen Schweigger'schen Multiplicator am Galvani'schen Präparate einen beständigen aufsteigenden Strom, den „Froschstrom", nachwies. Die Entdeckung dass der einzelne Muskel unter bestimmten Umständen gesetzmässige Ströme giebt, wurde sodann in den Jahren 1840—1843 ziemlich gleichzeitig von Matteucci und von du Bois-Reymond gemacht; und zwar so dass Matteucci bezüglich einiger fundamentalen Thatsachen, du Bois-Reymond aber bezüglich der klaren Formulirung der Gesetze und Schaffung der präcisesten Methoden die Priorität gebührt. Letzterer aber hat dann weiter die Bewegungserscheinungen des Muskelstroms, und ferner den Nervenstrom mit seinen zahlreichen physiologischen Beziehungen entdeckt. Sein Werk und die ihm nachgefolgten Abhandlungen über thierische Electricität[1] wurden in der Physiologie epochemachend, nicht bloss durch die Fülle der darin enthaltenen Thatsachen, sondern mehr noch durch das Vorbild scharfer Fragestellung, sinnreicher Methodik und vollendeter Experimentalkritik, welches diese Arbeiten der physiologischen Forschung gaben. Auch darin liegt ein hohes Verdienst dieser Untersuchungen, dass zum ersten Male auf physiologischem Gebiete ein Gegenstand, dem Niemand im entferntesten practische Bedeutung für

---

1 Dieselben sind neuerdings gesammelt erschienen: Gesammelte Abhandlungen zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysik. 2 Bände. Leipzig 1875, 1877. (Im Folgenden citirt als: Ges. Abh.)

die Medicin zuzuschreiben Anlass hatte, in ausführlichster Weise untersucht und so der Physiologie ihre heutige unabhängige und um so segensreichere Stellung erobert wurde.

## II. Methodik der Versuche über den Muskelstrom.

Das untrüglichste Mittel zur Untersuchung des Muskelstroms ist das Galvanometer oder das „electromagnetische Rheoscop". Zwar kann der Strom auch durch Erregung von Nerven festgestellt werden („physiologisches Rheoscop"), ja dies Verfahren hat sogar für die Erkennung rascher Veränderungen Vorzüge, es ist aber unzureichend zur Feststellung der Richtung, sowie zur Messung von Intensität und electromotorischer Kraft; ebenso kann auch durch Zersetzung von Jodkaliumkleister u. dgl. („electrochemisches Rheoscop") der Strom und seine Richtung erkannt werden, aber dies Mittel ist wenig empfindlich und zu Messungen ebenfalls ungeeignet.

### *1. Der Multiplicator.*

Die ältere Form des Galvanometers, der Multiplicator mit astatischem Nadelpaar, hat heutzutage höchstens noch den Vortheil die meisten Erscheinungen leicht Mehreren zugleich zeigen zu können. Der Mangel der Dämpfung, welcher die Beobachtungen sehr zeitraubend macht, die unmittelbare Nähe des Beobachters, so dass eiserne Gegenstände, die er an sich trägt oder bei der Beobachtung etwa zu handhaben hat, Gefahr bringen, sind, ausser der geringeren Empfindlichkeit, seine grössten Nachtheile.

Ueber Construction, Behandlung und Aufstellung des Multiplicators handelt am vollständigsten du Bois-Reymond.[1] Aus der Theorie seien hier die Hauptpunkte kurz hervorgehoben. Die Astasie des Nadelpaars, deren Grad man durch Streichen mit einer magnetisirten Nähnadel in der Hand hat und an der Zunahme der Schwingungsdauer controlliren kann, würde, wenn sie absolut, d. h. der Magnetismus beider Nadeln genau gleich wäre, bei vollkommnem Parallelismus derselben bewirken, dass das Nadelpaar keine Gleichgewichtsstellung hat, also in jedem Azimuth schwingungslos verharrt. Die geringste Unvollkommenheit des Parallelismus dagegen bewirkt, wie ein Blick auf Fig. 33 lehrt, eine zum Meridian senkrechte Gleichgewichtslage (die sog. „freiwillige Ablenkung", deren Ursache schon Nobili erkannte), da beide Nordpole der Nadeln sich nach dem Nordpol der Erde, beide Südpole nach dem Südpol stellen. Ist die Astasie unvollkommen, so weicht die freiwillige Ablenkung vom Aequator mehr oder weniger ab. In der Figur sind $ns$ und

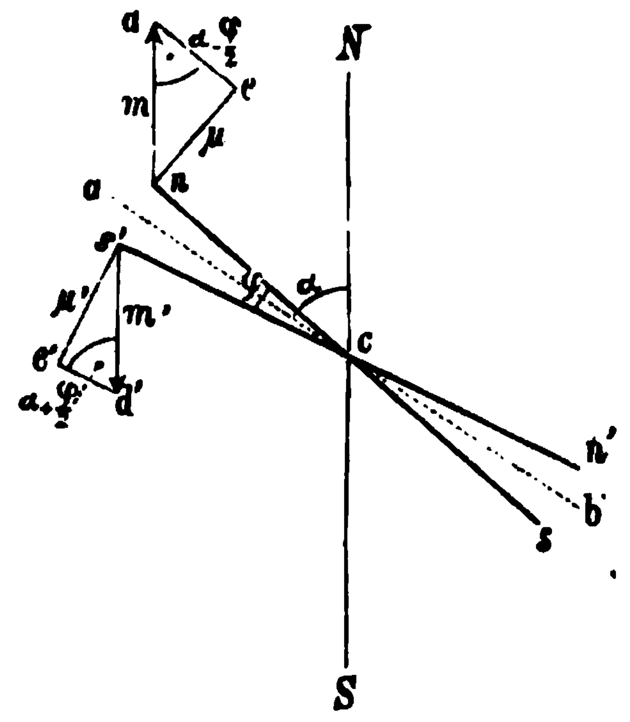



Fig. 33. Schema der freiwilligen Ablenkung eines astatischen Nadelpaares.

[1] du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 160 ff. 1848; II. 1. S. 477. 1849; Abhandlungen der Berliner Acad. Phys. Cl. 1862. S. 75. (Ges. Abh. I. S. 145 ff.)

$n' s'$ die Projectionen beider Nadeln, $NS$ der Meridian, $ab$ die Halbirungslinie des Winkels $\varphi$ beider Nadeln, und $\alpha$ deren Winkel mit dem Meridian, $m$ und $m'$ die vom Magnetismus abhängigen auf die Pole $n$ und $s'$ wirkenden Richtungskräfte, und $\mu$ und $\mu'$ deren wirksame Componenten, so ist die Bedingung des Gleichgewichts:

$$\mu = \mu' \text{ oder } m \,.\, \sin\left(\alpha - \frac{\varphi}{2}\right) = m' \,.\, \sin\left(\alpha + \frac{\varphi}{2}\right),$$

woraus durch gehörige Umformung folgt:

$$tg\,\alpha = \frac{m + m'}{m - m'} \,.\, tg\,\frac{\varphi}{2}.$$

Die Grenzfälle dieser Formel ergeben sich leicht, nämlich:

1. Vollkommene Astasie und Parallelismus ($t = t'$, $\varphi = 0$):
   $tg\,\alpha = \infty \,.\, 0$; Gleichgewicht in jedem Azimuth.[1]
2. Vollkommene Astasie, kein Parallelismus ($t = t'$):
   $tg\,\alpha = \infty$; $\alpha = 90^0$; Gleichgewicht in Aequatorialstellung.
3. Nur eine Nadel ($t' = 0$, $\varphi = 0$):
   $tg\,\alpha = 0$; $\alpha = 0$; Gleichgewicht im Meridian.

Dreht man die Windungen so, dass sie der freiwilligen Ablenkung des Nadelpaares parallel sind, so tritt beim Einhängen des letzteren eine neue, durch den Eisengehalt der Drahtmassen oder ihrer (grünen) Bespinnung[2] bedingte Ablenkung auf, indem die Nadeln sich in die Richtung grösster Metallmasse, d. h. in eine der beiden Diagonalen des Gewindes einstellen; ausser diesen beiden giebt es noch eine labile Gleichgewichtsstellung, nämlich der Mitte, dem Spalt des Gewindes entsprechend; diese letztere muss durch Anwendung eines sehr kleinen am Spalt angebrachten Hülfsmagneten zur stabilen gemacht werden.[3]

## 2. *Die Boussole.*

Die Tangentenboussole mit Spiegelablesung wird gewöhnlich in der Form angewendet, dass der von den Rollen umgebene Magnet an seiner Drehaxe einen Glasspiegel trägt, der in beliebigen Winkel zum Magneten gebracht werden kann, so dass das Fernrohr nicht mehr wie früher senkrecht zum Meridian aufgestellt zu werden braucht. Die erste zu electrophysiologischen Zwecken construirte Boussole war das Electrogalvanometer von Meissner & Meyerstein[4], dessen Windungen direct auf eine Dämpfhülse von Messing gewickelt sind; das Instrument hat einen schweren Magnetring, dessen Aufhängung das Gewinde umgreift.[5]

---

1 In Wirklichkeit gestaltet sich dieser Fall, wie Sauerwald fand, durch die temporäre Wirkung der Erdkraft etwas anders, oder ist vielmehr nie verwirklicht; vgl. du Bois-Reymond, Ann. d. Physik CXII. S. 1. 1861 (Ges. Abh. I. S. 134), wo auch noch einige andre die astatischen Systeme betreffende Bemerkungen.

2 Vgl. du Bois-Reymond, Abhandl. d. Berliner Acad. 1862. Phys. Cl. S. 77. (Ges. Abh. I. S. 147.)

3 Ueber frühere Methoden zum gleichen Zweck vgl. die Literatur bei du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 184.

4 Meissner & Meyerstein, Ztschr. f. rat. Med. (3) XI. S. 193. 1861.

5 Der hauptsächlichste Mangel dieses Instrumentes besteht in der zu schwachen Dämpfung und der Unmöglichkeit letztere zu entfernen und den Abstand des Gewindes vom Magneten zu verändern.

Die jetzigen Boussolen, meist nach WIEDEMANN's Modell gebaut, haben eine starke kupferne Dämpfhülse, auf welche die Drahtrollen, die sich auf einem Schlitten bewegen lassen, aufgeschoben werden; durch Entfernung der Rollen kann die Empfindlichkeit beliebig vermindert werden. Der an einem langen Coconfaden hängende Magnet stellt einen leichten Ring dar, der die Bohrung der Dämpfhülse möglichst ausfüllt. Der Magnetring hängt an einem metallnen oder schildkrotenen Stäbchen, das seine Drehaxe bildet, und über der Dämpfhülse, deren Dach durchbohrend, den in einen Ring gefassten, sehr leichten gläsernen Planspiegel trägt. Die Fassung ist auf dem Stäbchen, auf welchem sie mittels einer dünnen Hülse aufsitzt, drehbar. Die Boussole wird auf einem Consol oder Pfeiler zunächst so aufgestellt, dass der Schlitten senkrecht zum Meridian steht, der Magnetring also genau senkrecht zur Bohrung der Dämpfhülse hängt, und in derselben völlig frei schwebt. Jetzt wird das Fernrohr mit seiner Scala auf einem soliden Bock so aufgestellt wie es die Dimensionen des Zimmers gestatten; die Entfernung von der Boussole beträgt, je nach der Vergrösserung des Fernrohrs und der gewünschten Empfindlichkeit, 1—3 Meter. Das Tageslicht muss auf die Scala fallen; das Fernrohr wird am besten auf einen Pfeiler zwischen zwei Fenstern gerichtet, der die Boussole trägt. Der Boussolspiegel wird nach dem Fernrohr orientirt.

Sobald das Bild der Scala im Fernrohr scharf erscheint, muss letzteres oder der Boussolspiegel so lange verstellt werden, bis der mittelste Theilstrich der Scala sich mit dem verticalen Faden des Fadenkreuzes deckt. Nunmehr wird zur Astatisirung des Magneten mittels des HAUY'schen Verfahrens geschritten. An irgend einem Stativ (ein solches ist den käuflichen Boussolen meist beigegeben) wird ein kräftiger Magnetstab so angebracht, dass er sich irgendwie in der Declinationsebene befindet, und sein Nordpol dem Südpol der Erde zugewandt ist. Der HAUY'sche Stab muss zwei Verstellungen gestatten: eine Verschiebung parallel mit sich selbst gegen den beweglichen Boussolmagnet, und eine Winkeldrehung gegen den magnetischen Meridian. Durch erstere wird der Grad der Astasie regulirt, durch letztere die beständige Einstellung des beweglichen Magneten auf den Mittelpunct der Scala corrigirt.[1]

### 3. *Theorie und Behandlung der Boussole.*

In Folge der Dämpfung verhält sich der bewegliche Magnet als ob er sich in einem widerstrebenden Medium bewegte, denn nach dem Grundgesetz der Induction inducirt jede Bewegung eines Magneten in der Nähe eines Leiters in diesem einen Strom, der so gerichtet ist, dass er den Magneten in der seiner Bewegung entgegengesetzten Richtung ablenkt. Die inducirte Kraft ist der Geschwindigkeit des Magneten proportional, welche letztere, wenn $x$ die Ablenkung des Magneten aus seiner Ruhelage bezeichnet, durch den Differentialquotienten $dx/dt$ ausgedrückt wird.

1 Näheres über das HAUY'sche Verfahren und eine durch dasselbe bewirkte Art von freiwilliger Ablenkung s. bei DU BOIS-REYMOND, Monatsber. d. Berliner Acad. 1874. S. 767. (Ges. Abh. I. S. 368.) Am Electrogalvanometer war der HAUY'sche Stab sehr sinnreich in zwei Magnete zerlegt, deren kleinerer und näherer zur feinen Einstellung diente.

Die Kraft (Beschleunigung) welche den Magneten in seine Ruhelage zurückzuführen strebt, ist [alle Betrachtungen sind nur für kleine Ablenkungen gültig] proportional der jedesmaligen Ablenkung $x$, also

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -n^2x, \dots\dots\dots\dots\dots\dots (1)$$

worin $n^2$ die magnetische Richtkraft dividirt durch das Trägheitsmoment des Magneten (durch Astatisiren wird $n^2$ beliebig verkleinert); das negative Vorzeichen ist erforderlich weil die Kraft immer die Ablenkung $x$ zu vermindern strebt. Ist eine Dämpfhülse vorhanden, so kommt noch ein Glied hinzu, welches den Factor $dx/dt$ enthält, und zwar aus leicht ersichtlichem Grunde ebenfalls mit negativem Vorzeichen; bezeichnet $2\varepsilon$ die verzögernde Kraft der Dämpfung für die Geschwindigkeit 1 und das Trägheitsmoment 1, so ist

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -n^2x - 2\varepsilon\frac{dx}{dt} \dots\dots\dots\dots\dots (2)$$

### A) Der ungedämpfte Magnet.

Das allgemeine Integral der Gleichung (1), oder die Bewegungsgleichung des völlig ungedämpften Magneten ist folgende:

$$x = A \,.\, \sin n\,(t - B), \dots\dots\dots\dots\dots\dots (3)$$

worin $A$ und $B$ Constanten, die den Umständen gemäss zu bestimmen sind; die Bewegung ist also eine periodische.

1. Ist zur Zeit 0 $x = a$ und $dx/dt = 0$, d. h. wird der Magnet aus der Ablenkung $a$ zur Zeit 0 freigelassen, so ergiebt sich

$$x = a \,.\, \cos nt,$$

d. h. der Magnet schwingt zwischen den Ablenkungen $+a$ und $-a$ beständig hin und her, und braucht dazu jedesmal die Zeit $T = \pi/n$ (halbe Dauer einer Periode, oder Schwingungsdauer nach gewöhnlicher Zählung); die Gleichung lässt sich also auch schreiben

$$x = a \,.\, \cos\frac{\pi t}{T},$$

oder wenn der Anfangspunct der Zeitzählung um $T/2$ verschoben wird,

$$x = a \,.\, \sin\frac{\pi t}{T}.$$

Die maximale Geschwindigkeit (beim Durchgang durch die Gleichgewichtslage) beträgt $\frac{dx}{dt}(x = 0) = \pm\frac{a\pi}{T} = \pm na.$

2. Der Fall, dass dem Magneten zur Zeit 0 in der Nullstellung durch einen Stoss die Geschwindigkeit $c$ ertheilt wird ($t = 0$, $x = 0$, $dx/dt = c$), kommt bei der POUILLET'schen Zeitmessung zur Anwendung (s. oben S. 31), und möge hier gleich mit erörtert werden; die Gleichung (3) ergiebt für diesen Fall:

$$x = \frac{c}{n} \,.\, \sin nt = \frac{cT}{\pi} \,.\, \sin\frac{\pi t}{T}$$

Der Magnet erlangt also seine grösste Ablenkung ($x_{max} = h$)

$$h = \frac{c}{n} = \frac{cT}{\pi} \text{ zur Zeit } t = \frac{\pi}{2n} = \frac{T}{2},$$

und schwingt nun mit der Elongation $\pm h$ um seine Gleichgewichtslage.

Wird, wie es bei der POUILLET'schen Zeitmessung der Fall ist, die Anfangsgeschwindigkeit $c$ durch einen sehr kurzen Stromstoss ertheilt, dessen Dauer $= \vartheta$, dessen Intensität $= I$, so ist, wenn $M$ das magnetische und $k$ das Trägheitsmoment des Magneten,

$$c = \frac{\vartheta I M}{k},$$

und wenn ferner $E$ die Intensität des Erdmagnetismus, $\alpha$ die Ablenkung des Magneten durch den vollen Strom $I$, so ist, da $I = E\alpha$ und $EM = \pi^2 k/T^2$,

$$c = \vartheta\alpha \frac{\pi^2}{T^2}, \text{ also } h = \frac{\vartheta\alpha\pi}{T}$$

oder die sehr kleine Zeit $\vartheta$, während welcher der Strom $I$ (dessen volle Ablenkung $= \alpha$) geschlossen war, ergiebt sich aus der durch ihn bewirkten Ablenkung $h$ nach der Formel

$$\vartheta = \frac{T}{\alpha\pi} \cdot h.$$

### B) Der gedämpfte Magnet.

Die Gleichung (2) für den gedämpften Magneten hat verschiedene allgemeine Integrale, je nachdem in ihr $n \gtreqless \varepsilon$. Es ist

für $n > \varepsilon$ (gewöhnlicher Fall): $x = Ae^{-\varepsilon t} . \sin[\sqrt{n^2 - \varepsilon^2}(t - B)]$ . . . . (4)

„ $n = \varepsilon$: $x = (A + Bt)\, e^{-\varepsilon t}$ . . . . . . . . . . . . . . . (5)

„ $n < \varepsilon$: $x = Ae^{-(\varepsilon + \sqrt{\varepsilon^2 - n^2})t} + Be^{-(\varepsilon - \sqrt{\varepsilon^2 - n^2})t}$ (6)

worin wiederum $A$ und $B$ die Integrationsconstanten sind. Nur der erste Fall führt also auf eine periodische Bewegung.

1. Ist wiederum, für $t = 0$, $x = a$ und $dx/dt = 0$, so ergiebt sich als Bewegungsgleichung

$$x = a . e^{-\varepsilon t} \left\{ \cos(\sqrt{n^2 - \varepsilon^2} . t) + \frac{\varepsilon}{\sqrt{n^2 - \varepsilon^2}} . \sin(\sqrt{n^2 - \varepsilon^2}\, t) \right\}.$$

Die Schwingungsdauer ist (und bleibt unveränderlich):

$$T = \frac{\pi}{\sqrt{n^2 - \varepsilon^2}},$$

so dass die Gleichung auch geschrieben werden kann:

$$x = a . e^{-\varepsilon t} \left(\cos \frac{\pi}{T} t + \frac{\varepsilon T}{\pi} \sin \frac{\pi}{T} t\right)$$

(Für $\varepsilon = 0$ gehen die 3 letzten Gleichungen in die obigen für den ungedämpften Magneten über.) Wegen des Coëfficienten $e^{-\varepsilon t}$ nehmen die Elongationen in geometrischer Reihe ab, so dass wenn die bei der 0ten, 1ten, 2ten, 3ten . . . (halben) Schwingung erfolgenden Elongationen mit $x_0$ ($= a$), $x_1$, $x_2$, $x_3$ . . . bezeichnet werden,

$$\frac{x_0}{x_1} = \frac{x_1}{x_2} = \frac{x_2}{x_3} = \ldots . = e^{\varepsilon T}$$

$$\text{und } lg\, x_0 - lg\, x_1 = lg\, x_1 - lg\, x_2 = \ldots . = \varepsilon T = \lambda,$$

das sogenannte logarithmische Decrement des Magneten.

2. Erhält der gedämpfte Magnet zur Zeit $t = 0$ in der Ruhelage ($x = 0$) einen Stoss, mit der Geschwindigkeit $dx/dt = c$, so erleidet er dadurch die Ablenkung

$$x_{max} = h = \frac{c}{n} \cdot e^{-\frac{\lambda}{\pi} \cdot arc\, tg \frac{\pi}{\lambda}},$$

oder, wenn $\mathfrak{T}$ die Schwingungsdauer des gleichen Magneten im ungedämpften Zustande ($\mathfrak{T} = \pi/n$),

$$h = c \cdot \frac{\mathfrak{T}}{\pi} \cdot e^{-\frac{\lambda}{\pi} \cdot arc\, tg \frac{\pi}{\lambda}}.$$

Wird hierin für den die Geschwindigkeit $c$ ertheilenden, während der kurzen Zeit $\vartheta$ wirkenden Strom die von ihm bewirkte volle Ablenkung $\alpha$ wie oben eingeführt, so ergiebt sich

$$h = \frac{\vartheta \alpha n}{\mathfrak{T}} \cdot e^{-\frac{\lambda}{\pi} arc\, tg \frac{\pi}{\lambda}}, \text{ also } \vartheta = \frac{\mathfrak{T}}{\alpha n} \cdot h \cdot e^{\frac{\lambda}{\pi} arc\, tg \frac{\pi}{\lambda}}.$$

Diese Formel, welche zur POUILLET'schen Zeitmessung mit einem gedämpften Magneten dient, kann bei geringer Dämpfung (kleinem $\lambda$) auch geschrieben werden
$$\vartheta = \frac{\mathfrak{T}}{\alpha \pi} \cdot h \left(1 + \frac{\lambda}{2}\right).$$

Zu beachten ist, dass $\mathfrak{T}$ die Schwingungsdauer des angewandten Magneten ausserhalb der Dämpfhülse, jedoch natürlich bei dem gegebenen Grade der Astasie, ist.

### C) Der aperiodische Magnet.[1]

Die Gleichung (5), welche auf eine aperiodische Bewegung führt, nimmt 1. für den Fall dass der Magnet aus der Ablenkung $a$ zur Zeit $t = 0$ losgelassen wird, die Gestalt an:

$$x = a\,(1 + \varepsilon t)\, e^{-\varepsilon t},$$

d. h. der Magnet begiebt sich mit anfangs wachsender, dann abnehmender Geschwindigkeit nach dem Nullpunct, ohne über denselben hinauszuschwingen; strenggenommen wird der Nullpunct erst zur Zeit $t = \infty$ vollkommen erreicht, mit der Geschwindigkeit 0. Das Maximum der Geschwindigkeit, deren Gleichung ist

$$\frac{dx}{dt} = -a\varepsilon^2 t \cdot e^{-\varepsilon t},$$

fällt in die Zeit $t = 1/\varepsilon$, wo $x = 2a/e$.

2. Erhält der aperiodische Magnet zur Zeit $t = 0$ in der Lage $x = 0$ die Anfangsgeschwindigkeit $dx/dt = c$, so ist

$$x = ct \cdot e^{-\varepsilon t},$$

und es wird die Ablenkung

$$x_{max} = h = \frac{c}{\varepsilon e}$$

---

1 Die Lehre von der Aperiodicität der Magnete, wie die ganze Theorie von GAUSS herrührend, ist ausführlich entwickelt und zur practischen Anwendung gebracht von DU BOIS-REYMOND, Monatsber. d. Berliner Acad. 1869. S. 807; 1870. S. 537; 1873. S. 748; 1874. S. 767. (Ges. Abh. I. S. 284—390.)

zur Zeit $t = 1/\varepsilon$ erreicht. Wird wie oben für $c$ der Werth $\vartheta a \pi^2/\mathfrak{T}^2 = \vartheta a n^2 = \vartheta a \varepsilon^2$ eingeführt, so ist

$$h = \frac{\vartheta a \varepsilon}{e} = \frac{\vartheta a n}{e} \text{ und } \vartheta = \frac{e h}{\varepsilon a} = \frac{e h}{n a}.$$

Die Aperiodicität des Magneten hat den grossen Vortheil dass nicht durch Abwarten von Schwingungen Zeit verloren geht. Freilich sind, wie schon Gauss bemerkte, die Beobachtungen mit demselben weniger genau [1], als mit dem gedämpft schwingenden Magneten, bei welchem sich aus drei successiven Umkehrstellungen $h_1$, $h_2$, $h_3$ stets die Ruhestellung $h$ genau nach der Formel ergiebt:

$$\frac{h_1 - h}{h - h_2} = \frac{h - h_2}{h_3 - h}, \text{ woraus } h = \frac{h_1 h_3 - h_2^2}{h_1 - 2 h_2 + h_3}.$$

Obgleich aus diesem Grunde für rein physicalische Untersuchungen der ungedämpft oder gedämpft schwingende Magnet dem aperiodischen meist vorzuziehen ist, hat für thierisch-electrische Versuche, bei denen wegen der Vergänglichkeit der thierischen Gebilde, besonders bei länger fortgesetzter Reizung, schneller Abschluss des Versuchs wichtiger ist als absolute Genauigkeit der Einstellung, die Aperiodicität grosse Vortheile, besonders aber für die hier häufig vorkommende Compensationsmethode (s. unten). Ein anderer sehr wesentlicher Vortheil liegt darin, dass die Bewegung des schwingungslosen Magneten e i n  t r e u e r  A u s d r u c k  d e s  z e i t l i c h e n  V e r l a u f s der galvanischen Veränderungen ist. Er verhält sich zum gewöhnlichen wie der Sphygmograph und das Federmanometer zum Quecksilbermanometer, und auch die Mittel zur Beseitigung der Eigenschwingungen sind im Grunde hier wie dort die gleichen, nämlich geringes Trägheitsmoment und dämpfende Widerstände.

Zur Erreichung der Aperiodicität ist (da $\varepsilon = n$ sein soll) ein um so höherer Grad von Astasie nöthig, je geringer die Dämpfung und je grösser das Trägheitsmoment [2] ist. Boussolen mit schwächerer Dämpfhülse und schwerem Magnete, z. B. die Meissner-Meyerstein'sche (s. oben), erfordern daher so hohe Grade von Astasie, dass die Aperiodicität hier nicht durchführbar ist, da bei zu weit getriebener Astasie der Magnet beständig

---

1 Die Ungenauigkeit ist um so grösser, je mehr $n < \varepsilon$; der im Text allein berücksichtigte Grenzfall $n = \varepsilon$ ist offenbar so gut wie nie genau hergestellt. Für den Fall $n < \varepsilon$ nimmt die entsprechende Gleichung (6, S. 179), wenn der Magnet aus der Ablenkung $a$ ohne Anfangsgeschwindigkeit fällt, die Gestalt an:

$$x = \frac{a}{2r} e^{-\varepsilon t} \left( (\varepsilon + r) e^{rt} - (\varepsilon - r) e^{-rt} \right),$$

worin $r = \sqrt{\varepsilon^2 - n^2}$. Auch hier wird die Gleichgewichtslage erst nach unendlicher Zeit erreicht; aber die Geschwindigkeit nimmt schon in grösserem Abstand von derselben, als im Grenzfall $n = \varepsilon$, sehr kleine Werthe an, so dass der Magnet schon in einem gewissen Abstande von der Gleichgewichtslage annähernd zur Ruhe kommt. In dem entgegengesetzten Grenzfall $n = 0$ würde der Magnet sogar in der Ablenkung $a$ stehen bleiben; diesem Verhalten nähert er sich um so mehr, je mehr $n$ von $\varepsilon$ übertroffen wird.

2 Da die Bedingung der Aperiodicität lautet: $\varepsilon \geq n$, und $\varepsilon$ dem Trägheitsmoment, $n$ aber der Wurzel des Trägheitsmoments umgekehrt proportional ist (vgl. oben S. 178), so wird die Aperiodicität um so leichter erreicht, je kleiner das Trägheitsmoment.

wandert. Umgekehrt sind die Siemens'schen Glockenmagnete [1], welche in einer kugligen Dämpfhülse aufgehängt sind, so stark gedämpft und dabei von so geringem Trägheitsmoment, dass sie selbst ohne Astasie aperiodisch sich bewegen. Die gewöhnlich angewandten (Wiedemann-schen) Schlittenboussolen macht man dadurch aperiodisch, dass man, unter beständiger Corrigirung der Meridianstellung, den Hauy'schen Stab so lange der Boussole nähert, bis die Aperiodicität erreicht ist.

### D) Weitere Bemerkungen.

Gradezu schädlich ist die Dämpfung, wo es sich um Beobachtung äusserst schwacher und nur momentan wirkender Ströme handelt.[2] Schon bei der Pouillet'schen Zeitmessung, obwohl man hier die Ströme beliebig stark nehmen kann, ist gänzliche Entfernung der Dämpfhülse rathsam; einmal weil die Berechnung der Zeiten in diesem Falle einfacher ist, viel mehr noch, weil bei gedämpftem Magnet die in der Formel vorkommende Schwingungsdauer $\mathfrak{T}$ die des Magneten ohne Dämpfung ist; man kann aber den Magneten nicht zur Beobachtung der Schwingungsdauer aus der Dämpfhülse heraus nehmen, sobald derselbe astatisirt ist; denn er muss in diesem Falle in der gegebenen Entfernung vom Hauy'schen Stabe beobachtet werden. Wo es vollends sich um Beobachtung momentan geschlossener Muskelströme handelt, kommt noch die Frage der Empfindlichkeit hinzu; ein gegebener Stromstoss lenkt den gleichen Magneten bei gleicher Astasie ab:

im ungedämpften Zustande um $\frac{c}{n}$

„ gedämpften „ „ $\frac{c}{n} \cdot e^{-\frac{\lambda}{\pi} \cdot \operatorname{arctg} \frac{\pi}{\lambda}}$

„ aperiodischen „ „ $\frac{c}{n \cdot e}$.

Die Empfindlichkeit ist also im ersten Falle am grössten, und zwar 2,72 mal so gross als im letzten. In solchen Fällen muss man also die Dämpfhülse entfernen, was die Boussolen neuerer Construction gestatten. Sehr zweckmässig kann man dann zur Erhöhung der Empfindlichkeit den so gewonnenen Raum mit Hülfsrollen ausfüllen [3], die freilich nun wieder ein wenig dämpfend wirken.[4]

Je höher der Grad der Astasie, um so mehr unterliegt die Gleichgewichtsstellung langsamen Schwankungen, die theils in den Variationen der Declination, theils in solchen der Intensität ihren Grund haben.[5] Sel-

1 Beschrieben von du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1873. S. 748. (Ges. Abh. I. S. 353.)

2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 52. 1874; XV. S. 202. 1877.

3 Vgl. Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 204. 1877.

4 Zur Beruhigung des ungedämpften Magneten ist es am zweckmässigsten auf den Boussolschlitten eine Hülfsrolle aufzuschieben, durch welche man vom Platze aus einen sehr schwachen Stromzweig durch kurze schnellende Schliessungen eines federnden Contacts senden kann; die dadurch bewirkten Ablenkungen lässt man jedesmal eintreten, wenn der Magnet in entgegengesetzter Richtung durch die Gleichgewichtslage geht.

5 du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1874. S. 767. (Ges. Abh. I. S. 368.)

ten sind aber diese Wanderungen so schnell, dass sie für die Beobachtung selber störend sind. Jedoch erfordern sie beständige Correcturen im Azimuth des HAUY'schen Stabes, damit die Mitte der Scala im Gesichtsfeld bleibt. Ganz unpractisch ist es daher, die Scala in der Mitte mit einem Nullpunct zu versehen; viel richtiger ist die gewöhnliche Anordnung der Physiker, den Nullpunct an das eine Ende der (1 Meter langen) Scala zu versetzen. Man notirt dann jede Ablenkung als zwei Zahlen, deren Differenz man erst nach dem Versuche hinzuschreibt, und es ist dann gleichgültig ob die Ruhelage genau bei 500 liegt, oder bei irgendwelchem andern Theilstrich zwischen 400 und 600. Die nöthigen Correcturen macht man dann ab und zu direct am HAUY'schen Stabe. Wer den Nullpunct in der Mitte hat, ist genöthigt, zu den beständig erforderlichen Correcturen den Stab vom Platze aus mittels einer Fadenleitung zu regieren [1], welche den Raum zwischen Fernrohr und Boussole unpassirbar macht.

Wichtig ist es, sowohl den beweglichen als den festen Magnet möglichst stark zu magnetisiren (mittels eines kräftigen Electromagneten), und den Magnetismus ab und zu wieder zu sättigen, besonders wenn einmal ein etwas zu starker Strom den Boussolmagnet verändert hat.

Die Boussolleitung muss beständig durch einen am Fernrohrplatz befindlichen Schlüssel, der als Nebenschliessung wirkt und erst zur Beobachtung geöffnet wird, vom übrigen Versuchskreise abgesperrt und in sich geschlossen sein. Alle Theile der Leitung, selbst die am Console befestigten Klemmschrauben, müssen sorgfältig isolirt sein; die Fussplatten der Boussole liegen auf Glasplatten, die Klemmschrauben haben gläserne Halter, die Leitungsdrähte sind mittels gläserner oder porzellanener, an Fäden hängender Ringe in der Luft schwebend gehalten. Die Unterlassung der geringsten Vorsichtsmassregel kann sich durch grobe Täuschungen rächen.

### 4. *Einige andere Rheoscope.*

Ausser dem electromagnetischen Rheoscop hat nur noch das **physiologische** eine grosse Bedeutung, aus dem schon oben S. 175 angegebenen Grunde. Man benutzt als solches meist einen Froschunterschenkel mit erhaltenem Ischiadicus („**stromprüfender Froschschenkel**"); die Anwendung kommt weiter unten zur Sprache. Zu den electromagnetischen Rheoscopen gehört auch das BELL'sche **Telephon**, welches um den ruhenden Muskelstrom anzuzeigen mit dem Muskel und einem Unterbrechungsgrad in einen Kreis gebracht werden muss; beim Drehen des Rades (in einem entfernten Zimmer) hört man am Telephon ein Geräusch.[2] Man sollte meinen dass das Telephon zum Nachweis plötzlicher Veränderungen des Muskelstroms, ähnlich wie das physiologische Rheoscop sehr geeignet sei; vgl. indess unten sub IV. Dass der Muskelstrom wie jeder Strom inducirend wirken kann [3], und allenfalls dadurch nachgewiesen werden könnte, hat wohl kaum practische Bedeutung.

---

1 Eine derartige Vorrichtung ist abgebildet von DU BOIS-REYMOND, Monatsber. d. Berliner Acad. 1874. S. 772. (Ges. Abh. I. S. 373.)

2 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 504. 1878.

3 BRÜCKE, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXI. S. 13. 1875.

Das Lippmann'sche Capillar-Electrometer[1] kann ebenfalls zum Nachweis und zur Messung schwacher electromotorischer Kräfte dienen; es beruht auf der Aenderung der Capillaritätsconstante des Quecksilbers durch Polarisation; leitet man einen Strom durch einen in einem Capillarrohr befindlichen, an verdünnte Säure grenzenden Quecksilbermeniscus in der Richtung, dass sich die Quecksilberoberfläche mit Wasserstoff polarisirt, so nimmt die Laplace'sche Capillaritätsconstante zu, die Depression wird grösser; man kann entweder die Depression messen (nachdem Gleichgewicht eingetreten, d. h. der Strom durch die Polarisation annullirt ist), oder den Druck, der zur Herstellung des alten Niveau's hergestellt werden muss. Die Beobachtung des Meniscus geschieht zweckmässig durch Fernrohr mit Fadenkreuz.

Auch bei offenem Kreise, und zwar mit Vortheil, weil jede Störung durch Polarisation wegfällt, können die electromotorischen Kräfte der thierischen Theile durch Spannungen nachgewiesen und sogar gemessen werden; hierzu dient am besten das höchst empfindliche Quadrant-Electrometer von W. Thomson.[2]

### 5. *Die Verbindung des Galvanometers mit den thierischen Theilen.*

Die Ableitung von den thierischen Theilen muss vor Allem so geschehen, dass kein Strom angezeigt wird, wenn letztere stromlos sind, d. h. die ihnen angelegten metallischen Enden des Galvanometers dürfen sich nicht ungleichartig verhalten, so dass sie mit den feuchten Theilen eine Volta'sche Kette bilden. du Bois-Reymond[3] liess die Galvanometerleitung in zwei sorgfältig gereinigten Platinplatten enden, die in gesättigte Kochsalzlösung eintauchten; aber diese bei grosser Sorgfalt gleichartige Combination hat, wie die meisten andern, den Nachtheil der Polarisirbarkeit, so dass der abgeleitete Strom der thierischen Theile sich sofort durch Ladung der Platinplatten schwächt.[4] Beide Bedürfnisse, Gleichartigkeit und Unpolarisirbarkeit, vereinigt die von J. Regnauld[5] erfundene, von Matteucci[6] vervollkommnete und von du Bois-Reymond[7] eingehend geprüfte Combination von amalgamirten Zinkflächen in gesättigter neutraler Zinksulphatlösung.[8] Die

1 Lippmann, Ann. d. Physik CXLIX. S. 551. 1873; vgl. auch Marey, Compt. rend. LXXXIV. p. 354. 1877.

2 Vgl. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 204. 1872.

3 du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 205. 1848.

4 Das recht sinnreiche Verfahren von Beins, den Einfluss der Polarisation durch beständige Vertauschung beider Electroden, unter Wahrung der Verbindungsrichtung zwischen Ableitungspuncten und Galvanometer, zu eliminiren, ist durch die Regnauld'sche Combination überflüssig geworden; vgl. Beins, Arch. f. d. holl. Beitr. II. S. 73. 1858 (Meissner's Jahresber. 1858. S. 389; van Deen, Nederl. Tijdschr. v. Geneesk. II. p. 601. 1858).

5 J. Regnauld, Compt. rend. XXXVIII. p. 890. 1854.

6 Matteucci, Compt. rend. XLIII. p. 231. 1856; er wandte zuerst statt des destillirten amalgamirtes Zink an.

7 du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 443. (Ges. Abh. I. S. 42.)

8 Dass die Lösung säurefrei sein muss, fand Patry, Arch. d. sc. phys. et nat. XXXIII. p. 199. 1868; Ann. d. Physik CXXXVI. S. 495. 1869. Ich pflege die Lösung einmal mit Zinkoxyd aufzukochen und sie dann über solchem stehen zu lassen.

Gleichartigkeit dieser Electroden ist bei richtiger Behandlung absolut, die Unpolarisirbarkeit aber nur unvollkommen, besonders wenn die benetzte Zinkfläche sehr klein, oder die Ströme sehr stark sind. Der Grund der Unvollkommenheit scheint weniger darin zu liegen, dass neben dem Zinksulphat auch Wasser zersetzt wird [1], als darin dass die Zersetzung der Lösung dieselbe an der Anode, wo sich Zink auflöst, concentrirter, an der Cathode aber, wo sich Zink niederschlägt, verdünnter macht, der Concentrationsunterschied aber zu einer Gegenkraft, also zu einer Art von Polarisation Veranlassung giebt. [2]

Sehr ungleichartig werden diese Electroden durch Temperaturdifferenzen; die wärmere Electrode ist kräftig positiv gegen die kältere, was sehr zu beachten ist. Diese Hydrothermokraft, welche Lindig [3] zuerst beobachtet hat, beträgt für 100° nach meinen [4] Messungen etwa $^1/_{14}$ Daniell.

Wegen ihrer ätzenden Wirkungen darf die Salzlösung der Electroden nicht direct die thierischen Theile berühren; die früher von du Bois-Reymond als Schutz angewandten mit Eiweiss befeuchteten Blasenstücke („Eiweisshäutchen") gewährten keinen genügenden Schutz gegen die damals angewandte Kochsalzlösung. Seitdem man in der 0,6—0,7-procentigen Steinsalzlösung eine sehr indifferente Flüssigkeit erkannt hat (s. oben S. 103), benutzt man diese als directen Ableiter, und zwar, nach du Bois-Reymond's Vorgang, indem man feinen Modellirthon mit derselben zu einer formbaren Masse anknetet, der man die für den Versuch wünschenswertheste Gestalt giebt.

Von den speciellen Formen der unpolarisirbaren Electroden sind namentlich zwei von du Bois-Reymond angegebene von sehr allgemeiner Anwendbarkeit: erstens die Zuleitungsgefässe, Fig. 34, ganz aus

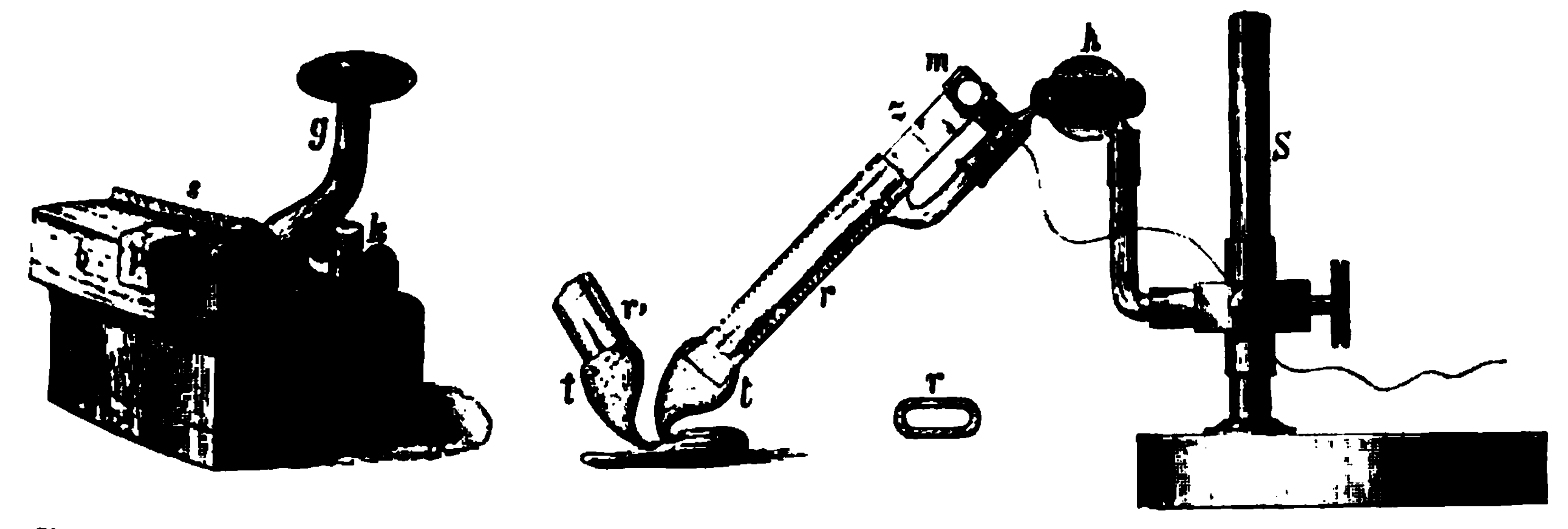



Fig. 34. Zuleitungsgefäss mit Bausch und Thonschild, von du Bois-Reymond.

Fig. 35. Zuleitungsröhren mit Thonspitzen von du Bois-Reymond.

Zink gegossen, mit einer isolirenden Unterlage *u* von Kammmasse, einer Drahtklemme *k* und einem Griff *g*. Die Aussenfläche ist lackirt, die Innenfläche amalgamirt, und das Lumen grossentheils von dem über den Rand gebogenen Fliesspapierbausch *b* ausgefüllt, welcher durch den

---

1 Vgl. Oberbeck, Ann. d. Physik CLIV. S. 445. 1875.

2 Vgl. hierzu die Arbeit von F. Weber, Vierteljschr. d. naturf. Ges. in Zürich 1878. S. 364.

3 Lindig, Ann. d. Physik CXXIII. S. 1. 1864.

4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 41. 1870; XIV. S. 485. 1877.

Schild *s* aus Kammmasse und den Kautschukring *r* festgehalten wird; der Zinktrog ist mit der Zinklösung gefüllt, und der Bausch damit getränkt; wo die thierischen Theile anliegen sollen, ist letzterer mit einer Schutzplatte *p* aus dem oben besprochenen Kochsalzthon bedeckt. — Eine zweite du Bois'sche Form ist die Zuleitungsröhre, Figur 35. Die plattgedrückte Glasröhre *r* ist frei beweglich mittels eines Kugelgelenks an dem Stativ *s* befestigt; sie enthält das amalgamirte Zinkblech *z*, das an die Messingplatte *m* angepresst ist[1]; unten ist die Röhre durch eine Kappe aus Kochsalzthon *t*, von geeigneter Form, verschlossen, und im Uebrigen mit Zinklösung gefüllt.[2] Das obere Drittel der Zinkplatte muss gefirnisst sein, damit bei Bewegungen des Gefässes nicht neue noch unbenetzte Zinkflächen zur Benetzung kommen.

Ausser den genannten sind noch zahlreiche Formen erfunden worden, welche freilich mehr zur polarisationsfreien Zuleitung von Strömen für die Reizphysiologie, als für galvanometrische Untersuchungen berechnet sind; alle diese Apparate haben die drei Hauptheile gemeinsam: ein amalgamirtes Zinkstück, mit Einrichtung zur metallischen Weiterleitung, die Zinklösung, und einen für thierische Theile unschädlichen feuchten Leiter.[3] Die wesentlichen Zwecke dieser Apparate sind immer Compendiosität und leichte Verstellbarkeit, zuweilen auch freie Beweglichkeit; in ersteren Beziehungen leisten schon die Röhrenelectroden sehr viel. Mit zunehmender Verkleinerung der Zinkflächen nimmt vor Allem die Gefahr der Polarisation zu (vgl. oben S. 185), wodurch mittelbar auch die Gleichartigkeit leidet. Den höchsten Grad von Compendiosität erreicht man, wenn man ein die Flüssigkeit enthaltendes Rohr dadurch entbehrlich macht, dass man auf amalgamirte Zinkdrähte Lager von Zinksulphatthon und auf diesen den Kochsalzthon bringt; ein Stativ mit solchen von mir[4] angegebenen Electroden, sehr geeignet zu Reizversuchen am Nerven, stellt Fig. 36 dar; die Halter sind auf einem Ebonitprisma verschiebbar; die Zinkdrähte sind zum Theil bayonnetförmig, um ihren gegenseitigen Abstand auch kleiner machen zu können als die Breite eines Halters beträgt. Compendiöse Modificationen der Röhrenelectroden sind zahlreich beschrieben.[5]

---

1 Die in der Figur angegebene ursprüngliche Einrichtung, dass das Zinkblech die Platte *m* umgreift, erschwert sehr die äusserst wichtige Reinhaltung der Berührungsflächen; ich biege daher das Zinkblech nicht um, was freilich die kleine Unbequemlichkeit mit sich bringt, dass man das Blech nicht herausnehmen kann, ohne es erst etwas zu senken und das Rohr dann etwas zurückzuschrauben. Es wäre sogar vortheilhaft jedes Zinkblech an einen Messingfortsatz anzulöthen und diesen festzuschrauben.

2 Damit die Zinklösung nicht in ihrem unteren Theil durch den Kochsalzthon verunreinigt wird, ist es gut den Verschluss durch Zinksulphatthon herzustellen, und erst an diesen die Kochsalzthonspitze anzufügen; vgl. du Bois-Reymond, Ges. Abh. I. S. 166, II. S. 83.

3 Statt des Kochsalzthons benutzten Bilharz & Nasse (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862. S. 66) passend zugeschnittene Stücke von gekochtem Eierweiss. Leitet man von einer Sehne oder Aponeurose oder einem todten Nerven- oder Muskelstück ab, so kann direct der Zinksulphatleiter angelegt werden.

4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 211. 1871; VII. S. 332. 1873.

5 Vgl. z. B. Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 98. Berlin 1859; Heidenhain, Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und

Soll von Muskeln gleichartig abgeleitet werden, ohne dass die Ableitung durch Zuckungen beeinträchtigt wird, so ist ein biegsames Zwischenstück unentbehrlich, bestehend aus einem um den Muskel geschlungenen, mit verdünnter Kochsalzlösung befeuchteten Wollen- oder Hanffaden, der am andern Ende an den Thon einer Röhrenelectrode angedrückt wird [1]; dabei kann auch die Ableitung von der ganzen Circumferenz schon an sich von Vortheil sein. Vgl. auch unten sub V. die für Ableitung am Menschen bestimmten Seilelectroden (Fig. 46).

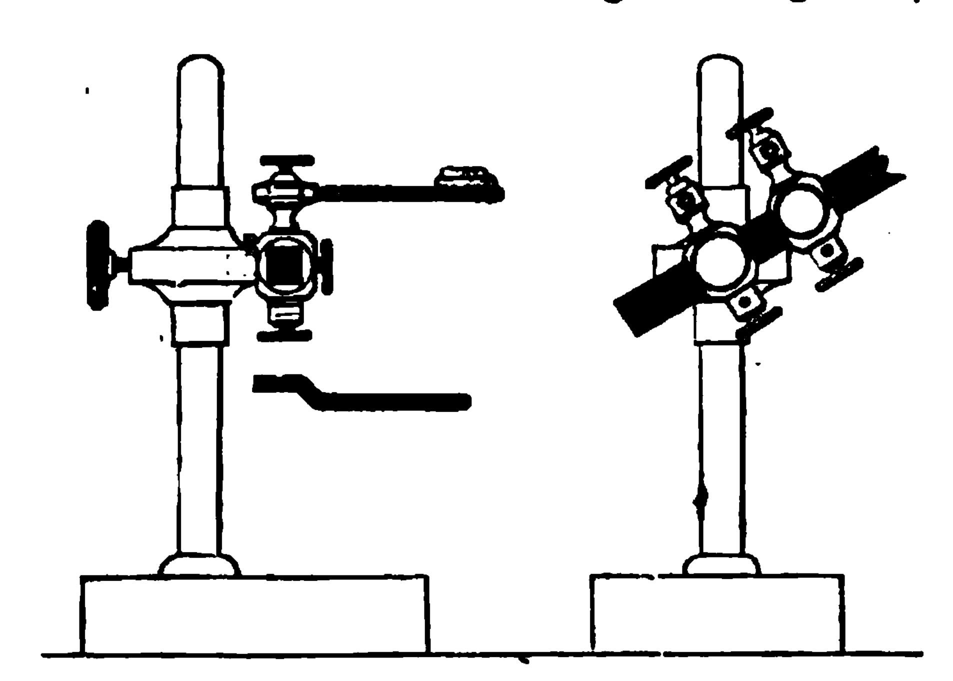


Fig. 36. (S. 186.) Electrodenstativ für Nervenreizversuche.

Zu manchen Zwecken ist es erforderlich dass die Electrode die thierischen Theile sehr fest packt; hierzu geeignete Zangenelectroden sind unten, Fig. 52, abgebildet und ebendaselbst beschrieben.

### 6. *Messung der Intensität, der electromotorischen Kraft und des Leitungswiderstandes.*

Intensitätsmessungen haben in der thierischen Electricität, wegen der grossen und sehr variablen Widerstände, relativ geringen Werth; viel wichtiger sind die Messungen der electromotorischen Kraft, durch welche man sich eben von den Widerständen unabhängig macht.

Für diejenigen Ströme, welche die Scala nicht aus dem Gesichtsfelde treiben, sind bekanntlich die Ablenkungen einfach den Intensitäten proportional, so dass letztere so verglichen und mittels eines schwachen Normalstroms gemessen werden können. Bei Strömen, für welche die Scala nicht ausreicht, und überhaupt bei allen Strömen, kann man zur Messung ein Verfahren anwenden, das das Princip des Differentialgalvanometers zum Muster hat, und das ich „Reductionsverfahren" nenne.[2] Auf den Schlitten der Boussole wird noch eine dritte Rolle geschoben, die mit einem besonderen Stromkreise in Verbindung ist; letzterer enthält einen durch ein Rheochord abstufbaren Stromzweig eines constanten Elementes, dessen Richtung und Stärke so gewählt wird, dass er die vorhandene Ablenkung grade compensirt, d. h. den abgelenkten Magneten in seine Ruhelage „reducirt". Die reducirenden Ströme können behufs absoluter Messungen graduirt werden; hierzu ist erstens nöthig, dass die Intensitäten des reducirenden Stromes den Rheochordlängen desselben proportional sind, was bekanntlich erreicht wird, indem man in den Haupt-

Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit S. 71. Leipzig 1864; Donders, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 3. 1872; Engelmann, ebendaselbst VI. S. 105. 1872; Rollett, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXX. S. 7. 1874; Fleischl, ebendaselbst LXXIV. S. 403. 1876.

1 Vgl. Harless, gel. Anz. d. bayr. Acad. XXXVII. S. 267. 1853; Matteucci, Proceed. Roy. Soc. X. p. 344. 1860; Meissner & Cohn, Ztschr. f. rat. Med. (3) XV. S. 29. 1862; Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 194. 1877; XVIII. S. 576. 1878.

2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 227. 1875.

und in den Boussolkreis der Reductionsvorrichtung grosse Widerstände einführt; zweitens muss für einen den Hauptrollen zugeführten Strom von bekannter Intensität die zugehörige Rheochordstellung des Reductors einmal festgestellt sein. Einen Strom von bekannter Intensität erhält man z. B. wenn man eine Thermosäule anwendet, deren Kraft in unten zu erörternder Weise gemessen ist, und in den Kreis derselben einen so grossen Rheostatwiderstand einführt, dass der Widerstand der Thermosäule dagegen verschwindet; den Widerstand der Reductionsrolle muss man ebenfalls kennen.[1]

Zur Messung der electromotorischen Kraft[2] dient das von DU BOIS-REYMOND[3] modificirte POGGENDORFF'sche Compensationsverfahren, d. h. die Einführung eines von einem Rheochorddraht abgezweigten, zur Compensation der Ablenkung grade hinreichenden Stromzweiges. Ist (Fig. 37) $E$ die electromotorische Kraft der Kette $K$ im Hauptkreise

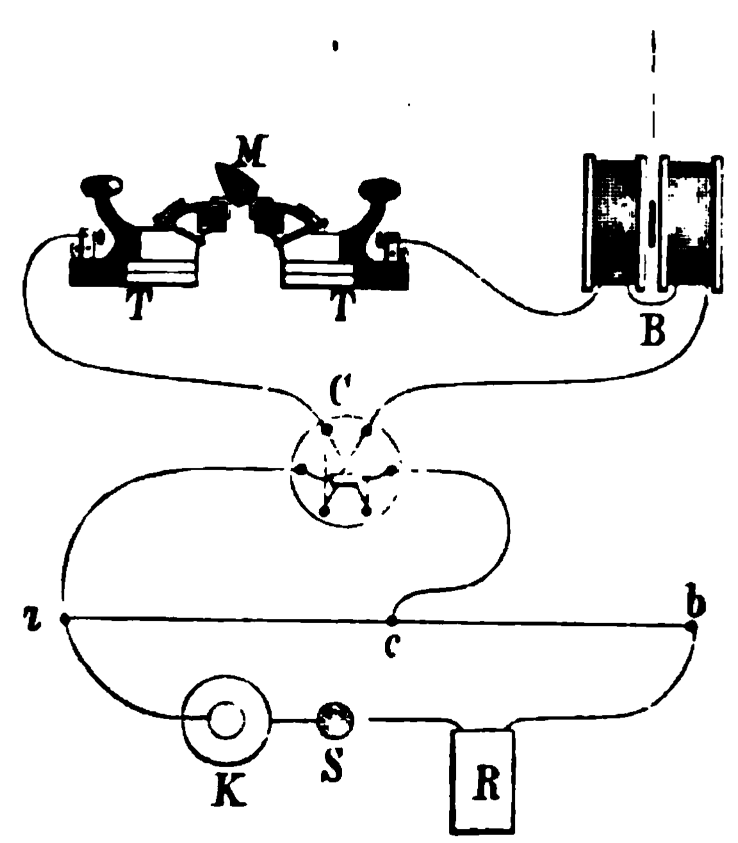



Fig. 37. Kraftmessung durch Compensation, nach DU BOIS-REYMOND.

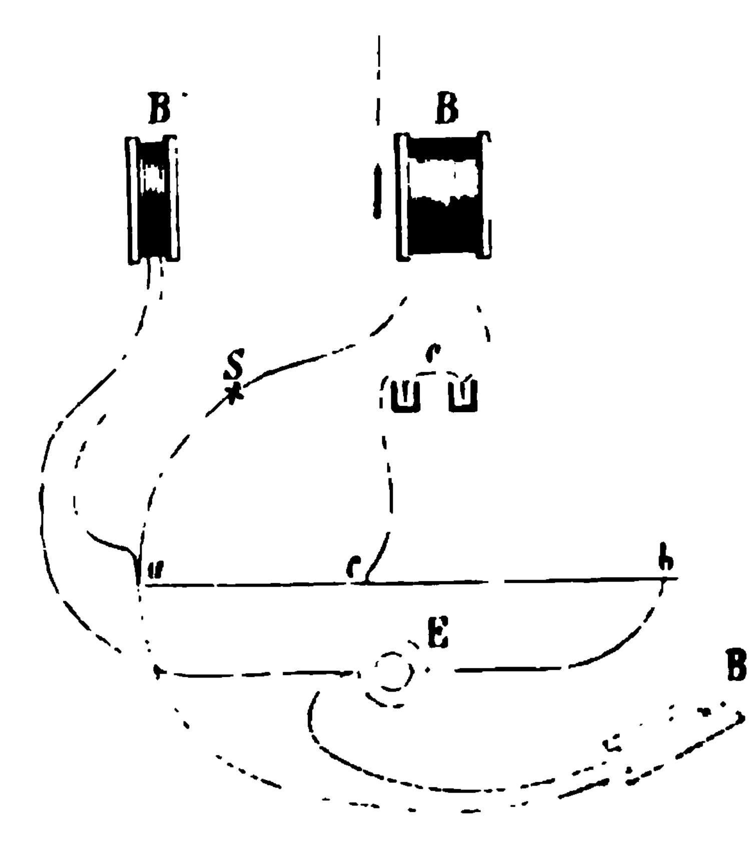



Fig. 38. Graduirung des Compensators, nach DU BOIS-REYMOND.

$aKSRbc$, $W$ der Widerstand des letzteren, $w$ der des die Nebenschliessung bildenden Stücks $ac$ des Rheochorddrahtes $ab$, endlich $e$ die zu compensirende Kraft des Muskels $M$, so ergiebt sich aus den KIRCHHOFF'schen Sätzen über verzweigte Ströme als Compensationsbedingung

$$e = \frac{w}{W + w} \cdot E.$$

Ist nun $W + w = \text{const.}$, d. h. gehört der Rheochorddraht mit seinem

---

1 Ist z. B. die Rheochordlänge $r$ des Reductors nothwendig gewesen, um eine Ablenkung zu reduciren, die von einer Thermosäule von der Kraft $K$ (Dan.) bei den eingeschalteten Widerständen $W$ (S.-Einh.) geliefert wurde, so bedeutet jeder Theilstrich des Reductors eine Intensität von

$$\frac{W}{rK} \cdot \frac{\text{Dan.}}{\text{Siem.}} \text{ oder in absol. Maass } \frac{W}{rK} \cdot 11{,}75 \cdot \frac{\text{mm.}^{\frac{1}{2}}\,\text{mgr.}^{\frac{1}{2}}}{\text{sec.}}.$$

2 Die erste Kraftmessung an thierischen Theilen geschah durch J. REGNAULD (Compt. rend. XXXVIII. p. 890. 1854), indem er eine Thermosäule zum Compensiren verwandte, deren Temperatur so lange verändert wurde bis letzteres erreicht war.

3 DU BOIS-REYMOND, Hauptarbeit Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 417. (Ges. Abh. II. S. 232.)

*nicht* nebenschliessenden Theile dem Hauptkreis an, so ist

$$e = \frac{w}{c} E,$$

also die zu messende Kraft dem Widerstand der Nebenschliessung, d. h. der Länge des eingeschalteten Drahtstücks direct proportional. Um die Kraftmessung vollständig zu machen, d. h. das Verhältniss $e : E$ anzugeben, kann man, da sich das Verhältniss $w : W + w$ nicht direct ermitteln lässt, folgendermassen verfahren. Es sei Fig. 38 $E$ die Maasskette, z. B. ein Daniell'sches Element, $e$ die zu bestimmende electromotorische Kraft, z. B. eines Muskels oder einer Thermosäule, $B$ die Boussole, $ab$ der Rheochorddraht und $c$ der Schieber, so suche man zunächst die Schieberstellung $c$, bei welcher der Strom im Kreise $aBec$ Null ist. Ist $W$ der Widerstand der Leitung $aB'Eb$, $N$ die Länge des Drahtes $ab$ in Millimetern, $n$ die Länge des Stücks $ac$, und $w$ der Widerstand eines Millimeters Draht, so ist, wenn die Compensation erreicht ist, nach obiger Gleichung

$$e = \frac{nw}{W + Nw} \cdot E, \text{ oder } \frac{E}{e} = \frac{W}{nw} + \frac{N}{n}.$$

Es wäre also zur Vollendung der Aufgabe nur noch das Verhältniss $W : nw$ zu ermitteln. Da dies aber ebenfalls nicht direct angeht, so setze man, um zu einer ausführbaren Bestimmung zu gelangen, $I$ gleich der Intensität, welche die Kraft $E$ mit dem Widerstand $W$ ergiebt, und $I'$ gleich der Intensität, welche die gleiche Kraft mit dem Widerstand $W + Nw$ liefert. Diese Intensitäten lassen sich leicht an der Boussole vergleichen; zu diesem Zweck ist in die Hauptleitung eine Rolle $B'$ von vorn herein eingeschaltet, welche beim ersten, compensirenden Theil des Versuchs in wirkungsloser Entfernung von der Boussole aufgestellt wird; im zweiten Theil aber wird sie der Boussole so weit genähert (während der Kreis $aBec$ geöffnet ist), dass sie eine Ablenkung hervorbringt. Diese entspricht der Intensität $I'$; wird jetzt, während $B'$ am gleichen Orte bleibt, der Draht $ab$ aus der Leitung ausgeschaltet, so erhält man die $I$ entsprechende Ablenkung; das Verhältniss beider Ablenkungen heisse $m$; dann ist

$$m = \frac{I}{I'} = \frac{W + Nw}{W} = 1 + \frac{Nw}{W} = 1 + \frac{N}{n} \cdot \frac{nw}{W}$$

und

$$nw = (m - 1) W \cdot \frac{n}{N}.$$

Dies in die obige Gleichung eingesetzt, ergiebt

$$\frac{E}{e} = \frac{N}{n} \cdot \frac{m}{m - 1}, \text{ oder } e = \frac{n}{N} \cdot \frac{m - 1}{m} \cdot E,$$

womit die Aufgabe gelöst ist. Der Werth $\frac{m-1}{mN} E$, welcher ausdrückt, welchen Bruchtheil der Kraft eines Daniells jeder Millimeter Rheochorddraht werth ist, heisst die Graduationsconstante der Compensationsvorrichtung.

Um diesen Werth öfters revidiren zu können, ist es nicht nöthig, die genannte Bestimmung jedesmal wieder auszuführen; auch wäre es unbequem, die Rolle $B'$ beständig im Kreise zu haben. Es genügt, auf die angegebene Weise einmal eine stets leicht reproducirbare Kraft $e$, z. B. die einer Thermosäule von 100° Temperaturdifferenz, zu messen,

und mittels dieser Kraft die Graduationsconstante einer Vorrichtung, aus der nun die Rolle $B'$ wegbleiben kann, einfach dadurch aufzusuchen, dass man die für die Compensation nöthige Drahtlänge $n$ aufsucht. Ist $e$ z. B. $\frac{1}{15}$ Dan., und sind zur Compensation $n = 570$ mm. Draht nöthig, so ist der Werth jedes Theilstrichs, oder die Graduationsconstante, $= \frac{1}{8550}$ Dan.

Die Graduationsconstante ist um so kleiner, je schwächer die Maasskette, je grösser der in ihrem Kreise befindliche Widerstand, und je dicker der Rheochorddraht. Um von Widerstandsschwankungen der Maasskette möglichst unabhängig zu sein, ist es gut einen recht grossen Widerstand neben derselben zu haben. Ferner ist es sehr practisch, je nach den Versuchsobjecten, mit grösseren oder kleineren Graduationsconstanten arbeiten zu können. Man nimmt dazu einen Stöpselrheostaten ($R$ in Fig. 37) in den Hauptkreis auf, und graduirt für eine Anzahl Widerstände desselben, die man dann nach Bedürfniss einführt. Der Rheostat kann auch dazu dienen, um die Graduationsconstante auf eine runde Zahl, z. B. $\frac{1}{10000}$ Dan. zu bringen, was für die Berechnungen Vortheil bietet; sollte z. B. im zuletzt genannten Falle die Constante auf diesen Werth gebracht werden, so würde erforderlich sein, dass die Compensation, statt bei 570, bei 666⅔ eintritt; man würde also den Schieber auf diesen Theilstrich einstellen und den Rheostatwiderstand so lange ändern (vermehren), bis Compensation erreicht ist. Man kann so für die Constanten $\frac{1}{1000}$, $\frac{1}{2000}$, $\frac{1}{5000}$, $\frac{1}{10000}$ Dan. die nöthigen Widerstände aufsuchen, und nach Bedürfniss benutzen.

Zwei Formen des Compensators sind in Gebrauch. Der „lange" Compensator ist ein auf eine 1—2 Meter lange Holzschiene gespannter Platindraht, mit untergeklebter Millimetertheilung; als Schieber dient eine an der Stirnfläche eines durch Bleikern beschwerten Holzschlittens befestigte quergestellte Platinschneide. Der „runde" Compensator hat einen um eine runde Scheibe gespannten, 1 mm. dicken Platindraht, gegen den als Schieber ein Platinröllchen federt; die Scheibe ist um eine verticale Axe drehbar, und mit einer Theilung (in 1000 Theile) am Rande versehen; eine Vorrichtung, um den ganzen Draht bequem aus dem Hauptkreis ausschalten zu können (für die Bestimmung von $m$, S. 189) ist an den neueren Instrumenten angebracht.[1] In die Hauptleitung muss ein Schlüssel von constantem Widerstand (Quecksilberschluss) angebracht sein, um die Compensation nach Belieben ins Werk zu setzen. Der Stromwender $C$ (Fig. 37), welcher dem compensirenden Stromzweig die der zu compensirenden Kraft entgegengesetzte Richtung giebt, kommt, um Veränderungen seines Widerstands unschädlich zu machen, in den Zweigkreis (Boussolkreis). Die Maasskette muss sehr constant sein; am besten ist ein DANIELL'sches Element, dessen Zink nach FR. WEBER besser in gesättigter Zinklösung als in verdünnter Schwefelsäure steht.[2]

Messungen des Widerstands thierischer Theile geschehen fast stets nach der WHEATSTONE'schen Methode. Man kann als Messdraht den

1 Vgl. DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1871. S. 608. (Ges. Abh. I. S. 257.)

2 Die Vorzüge dieser Combination in Bezug auf Constanz wird Hr. Prof. FR. WEBER demnächst entwickeln.

gleichen Draht verwenden wie zur Kraftmessung. Als Vergleichswiderstand dient am besten ein SIEMENS'scher Rheostat, mittels dessen man noch, für Messung sehr grosser Widerstände, eine Anzahl Capillarröhrenwiderstände bestimmen kann. Dieselben bestehen aus zwei auf eine Glasplatte gekitteten, Porzellaugefässchen, in welche amalgamirte Zinkbleche tauchen und zwischen denen ein heberförmiges Capillarrohr eine Brücke bildet; das letztere und die Gefässe sind mit gesättigter neutraler Zinklösung gefüllt; diese Widerstände müssen aber für jeden Gebrauch frisch gefüllt und gemessen werden. Die Fälle in welchen der Leiter, dessen Widerstand zu messen ist, zugleich Sitz electromotorischer Kräfte ist, sowie die Entscheidung ob dies der Fall sei, kommen später zur Erörterung. —

Schliesslich ist zur Methodik thierisch-electrischer Versuche zu bemerken, dass die Electroden und die thierischen Theile sich in einer feuchten Kammer[1] befinden müssen, deren Boden aus einer Glasplatte besteht; die Leitungsdrähte sind durch Glasröhren, welche das Grundbrett durchbohren, nach aussen zu führen. Nach längerem Aufenthalt in der Kammer sind alle in derselben befindlichen Gegenstände feucht beschlagen, was die Isolation schädigt; vor einem neuen Versuch ist dieser Beschlag mit Fliesspapier zu entfernen, und die Kammer einige Zeit offen zu halten.

Ueber die Form der feuchten Kammer vgl. man die Angaben DU BOIS-REYMOND's.[2] Folgende Form der Kammer habe ich seit 10 Jahren sehr practisch gefunden; ein starkes, gefirnisstes und lackirtes, harthölzernes Brett, von 474 mm. Breite, 325 mm. Tiefe und 27 mm. Dicke ruht auf 4 Füssen von 23 mm. Höhe. Auf der oberen Fläche hat es 24 mm. vom Rande eine rings herum gehende Nuth, von 15 mm. Breite und 11 mm. Tiefe, in welche ein aus 5 Glasplatten mittels metallener Falze zusammengesetzter, 213 mm. hoher Glassturz hineinpasst. Die Nuth der hinteren Langseite gewährt auf der Innenseite des Sturzes noch 8 Glasröhrchen Durchtritt, welche das Brett durchbohrend unten rechtwinklig nach hinten abbiegen und in Nuthen an der Unterfläche des Brettes eingekittet sind; sie dienen zum isolirten Durchführen von Leitungsdrähten.[3] Endlich ist der ganze innere Bereich des Grundbrettes von einer starken Spiegelglasplatte bedeckt, welche nicht befestigt ist, sondern zur Reinigung herausgenommen wird. An die Seitenwände und die Deckplatte des Sturzes sind innen Fliesspapierrechtecke angekittet; die vordere Langwand allein bleibt frei; auch lassen die übrigen Papiere an den Rändern etwas Raum zum Hineinsehen frei.

---

1 Wie es scheint war VALENTIN der Erste der eine feuchte Kammer für physiologische Versuche benutzt hat; s. dessen Lehrb. d. Physiologie. 1. Aufl. I. S. 86. Braunschweig 1842.

2 DU BOIS-REYMOND, Abhandl. d. Berliner Acad. 1862. S. 98. (Ges. Abh. I. S. 167.)

3 Man könnte daran denken, die Drahtleitungen durch Vermittlung solcher Doppelklemmen einzuführen wie sie in Fig. 9, S. 29, bei *de* bezeichnet sind. Indessen findet in feuchten Kammern leicht Isolationsstörung durch den Beschlag statt, wenn Metalle nahe bei einander sind, vgl. HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 261. 1873. Die Einführung von Drähten durch Glasröhren ist in dieser Hinsicht gefahrloser.

## III. Der ruhende Muskelstrom.

### *1. Gesetz des Muskelstroms an quer durchschnittenen Muskeln.*

Die Versuche mit Ableitung von ganzen enthäuteten Fröschen, oder von enthäuteten Gliedern können als veraltet und unrein hier gänzlich übergangen werden.[1] Die Grundversuche über den Muskelstrom werden am besten an einem parallelfasrigen Oberschenkelmuskel angestellt (Gracilis oder Semimembranosus), dessen beide Enden man abschneidet.

Ein solcher Muskel zeigt bei Ableitung von der Längsoberfläche und der Querschnittsfläche einen kräftigen Strom, der die Scala weit aus dem Gesichtsfeld treibt; derselbe ist im Muskel vom Querschnitt zum Längsschnitt gerichtet, oder ersterer verhält sich negativ gegen den letzteren.

Schwächere Ströme erhält man von dem Muskelcylinder, wenn beide Ableitungen an der Längsoberfläche liegen; es verhält sich dann immer der dem Querschnitt nähere Punct negativ gegen den der Mitte (dem „Aequator") näheren. Denkt man sich parallele Kreise um den Muskelcylinder gelegt, so verhalten sich zwei Puncte, welche demselben oder zwei symmetrisch gelegenen Kreisen angehören, stromlos, während jeder dem Aequator nähere Parallelkreis positiv ist gegen jeden entfernteren. Ganz ebenso erhält man Ströme wenn man zwei demselben oder beiden Querschnitten angehörige Puncte verbindet, vorausgesetzt dass beide von der Axe des Cylinders ungleichen Abstand haben; stets ist der der Axe nähere Punct negativ gegen den anderen.

Das Gesetz des Muskelstroms lässt sich hiernach so formuliren: D i e O b e r f l ä c h e e i n e s v o n z w e i Q u e r s c h n i t t e n b e g r e n z t e n M u s k e l c y l i n d e r s z e i g t a n d e n Q u e r s c h n i t t e n n e g a t i v e, a m M a n t e l p o s i t i v e S p a n n u n g; die Spannungen sind aber ungleich vertheilt, indem sie am Mantel vom Aequator gegen die Querschnitte, an den Querschnitten von der Axe gegen den Mantel hin abnehmen.

Aus dieser Formulirung folgt zugleich, was die Erfahrung bestätigt, dass der Strom zwischen einem Längsschnitts- und einem Querschnittspunct um so kräftiger ist, je näher die Puncte dem Aequator, resp. der Axe liegen.

Verkürzt man den Muskelcylinder durch Anlegung neuer Querschnitte, so erhält man stets Cylinder, welche für sich demselben Ge-

---

1 Vgl. über dieselben du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 463. 1848.

setze des Muskelstroms folgen. Spaltet man ferner den Muskel in der Richtung seiner Faserung, legt man „künstliche Längsschnitte" an, so verhalten sich diese hinsichtlich ihrer Spannungen wie die natürliche Längsoberfläche.

Hieraus ergiebt sich, dass jede einzelne Muskelfaser, von zwei künstlichen Querschnitten begrenzt, einen electromotorischen Cylinder von den genannten Eigenschaften darstellt; wie weit ein solcher Cylinder verkürzt werden dürfe, ohne dass diese Eigenschaft schwindet, lässt sich nur vermuthungsweise angeben. Ferner ist durch Nichts erwiesen, ob die Längsspaltung, wenn sie noch weiter ginge als bis zur Isolirung einer einzelnen Muskelfaser, noch wirksame künstliche Längsschnitte liefern würde.

Scheinbare Abweichungen von den eben angeführten Gesetzen zeigt ein Muskelcylinder, dessen Querschnitte zur Axe nicht vertical, sondern schräg gelegt sind.[1] Die Curve grösster positiver Spannung entspricht, wenn beide Schrägschnitte parallel sind, nicht, wie man erwarten könnte, einem ihnen parallelen mittleren Schrägschnitt, sondern einer nach den stumpfen Kanten hin verzogenen Curve; entsprechend ist der Punct grösster negativer Spannung am Querschnitt von der Axe gegen die scharfe Kante verschoben. Ein ableitender Bogen, dessen Fusspuncte in einem Meridian gleichweit vom Aequator liegen, ist also nicht stromlos, sondern zeigt einen im Muskel von der scharfen zur stumpfen Kante gerichteten Strom an. Die „Muskelrhomben" sind also Sitz eigenthümlicher Ströme, welche sich zu dem gewöhnlichen algebraisch summiren, und anscheinend von den scharfen zu den stumpfen Kanten gerichtet sind; man nennt sie „Neigungsströme". Dieselben entstehen auch durch blosses Schiefziehen eines gewöhnlichen Muskelcylinders.[2]

Unter „künstlichem Querschnitt" im weiteren Sinne ist jede nicht natürliche quere Begrenzung lebender Muskelfasern zu verstehen. Ist ein Stück einer Faser getödtet, so verhält sich dasselbe wie ein indifferenter Leiter, welcher der Grenzfläche des lebenden Restes, dem künstlichen Querschnitt angelegt ist. Auch an der mit dem Messer hergestellten Schnittfläche liegt, ausser im ersten Augenblick, der eigentliche künstliche Querschnitt der Fasern nicht unmittelbar bloss, sondern ist von einer abgestorbenen Schicht bedeckt. Tödtet man einen Theil des Muskels durch Aetzen, hohe Temperaturen u. dgl., so gewinnt man stets eine indifferente Ableitung von tiefer liegenden künstlichen Querschnitten; man bezeichnet diese abgestorbenen Stücke, welche für die Ableitung vom eigentlichen Querschnitt oft grosse Vor-

1 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 521. (Ges. Abh. II. S. 63.)
2 du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1866. S. 387. (Ges. Abh. II. S. 183.)

theile bieten, kurweg als „caustischen“, bezüglich „thermischen“ Querschnitt.[1]

Der Nachweis des ruhenden Muskelstroms ist, ausser durch Galvanometer, Induction (S. 183), Telephon (S. 183), Quadrant-Electrometer (S. 184), auch durch Zersetzung von Jodkaliumkleister[2], ganz besonders aber durch das physiologische Rheoscop leicht zu führen. Man hat dazu nur in den Kreis des Muskelstroms auf irgend eine Weise ein Stück des Nerven eines Froschunterschenkels (man nennt das Präparat den „stromprüfenden Froschschenkel“) einzuschalten, und den Kreis zu schliessen oder zu öffnen; mindestens bei Einem dieser Acte wird der Froschschenkel zucken. Für diesen Versuch sind Metallleitungen ganz entbehrlich; es genügt z. B. den Nerven plötzlich so auf verletzte Muskeln fallen zu lassen, dass er sowohl Längs- als Querschnitt berührt; schon bei der blossen Präparation eines Nervmuskelpräparats stellen sich durch solche zufällige Berührungen Zuckungen ein. Am einfachsten geschieht der Versuch wenn man den Nerven eines Muskels mittels eines beinernen Häkelhakens zurückbiegt und plötzlich auf einen am Muskel angebrachten mechanischen, caustischen oder thermischen Querschnitt fallen lässt.[3] In dieser Form namentlich ist die schon oben (S. 174) erwähnte „Zuckung ohne Metalle“ beobachtet worden, die für die Feststellung der thierischen Electricität so grosse Bedeutung hatte.

Neuerdings hat HERING[4] gefunden dass auch der Muskel selbst durch äussere Schliessung seines eigenen Stromes erregt werden kann; so erklären sich die Zuckungen beim Eintauchen eines mit künstlichem Querschnitt versehenen Muskelendes in irgend eine leitende Flüssigkeit (vgl. oben S. 106); das Wiederherausziehen giebt keine Zuckung, wohl aber das Wiedereintauchen. Eine Muskelwunde klafft aus gleichem Grunde sobald sie mit leitender Flüssigkeit benetzt wird. Die früher angegebenen Unterschiede im chemischen Reizvermögen der Flüssigkeiten, an angeschnittenen Muskeln beobachtet, beruhten meist auf dem Leitungsvermögen der Flüssigkeit.

---

1 Den Vortheil des thermischen Querschnitts habe ich zuerst erörtert (HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 167. 1871). Später ist er auch von DU BOIS-REYMOND hervorgehoben worden (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 526).

2 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen I. S. 439.

3 Misslingen dieses Versuches hat fast stets darin seinen Grund, dass der Muskel nicht mit künstlichem Querschnitt versehen ist. Ehe man dies erkannte, und einfach die Vorschrift gab, den Nerven auf den Sehnenspiegel des Muskels fallen zu lassen (derselbe ist allerdings meist caustischer Querschnitt, s. unten), kam Misslingen häufig vor, und wurde zu geringer Erregbarkeit des Präparats zugeschrieben.

4 HERING, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXIX. Sep.-Abdr. 1879.

2. *Electromotorische Kraft des Muskelstroms; Abhängigkeit derselben von verschiedenen Umständen; Erlöschen des Muskelstroms.*

Die electromotorische Kraft des Stromes zwischen Quer- und Längsschnitt des Muskels ergiebt sich für den Frosch nach der Compensationsmethode zu 0,035—0,075 Dan.[1] Die höchsten Werthe erhält man, wenn die Querschnittsableitung so rein als irgend möglich ist, was am sichersten erreicht wird, wenn man vom caustischen oder thermischen Querschnitt ableitet (s. oben). Ob die Warmblüter kräftigeren Muskelstrom besitzen, hat sich bisher nicht sicher entscheiden lassen.[2]

Der ausgeschnittene, mit Querschnitt versehene Muskel zeigt im Allgemeinen eine langsame Abnahme des Längsquerschnittsstromes. Allein im Anfang sieht man denselben gewöhnlich wachsen; indess dieses Wachsthum ist nur scheinbar, und rührt davon her, dass die am Querschnitt sich entwickelnde Säure in den angelegten Thon eindringt, und hier zur Entwicklung einer dem Muskelstrom gleichgerichteten Kraft Anlass giebt.[3] Die Abnahme geht schliesslich bis zum Erlöschen, welches mit der Entwicklung der Todtenstarre zusammenfällt.[4]

Während der Abnahme des Stromes an einem künstlichen Querschnitt zeigen tiefer hinein angelegte neue Querschnitte ungefähr denselben Strom, den der erste augenblicklich hat; zuweilen erscheint der neue Querschnitt etwas kräftiger wirksam.[5] Ebenso zeigen Muskeln, welche dem Thiere etwas später nach dem Tode als andere entnommen sind, gewöhnlich etwas stärkeren Muskelstrom.[6]

Die Dimensionen des Muskelcylinders haben insofern Einfluss auf den Strom, als bis zu einer gewissen, nicht sicher angebbaren Grenze, sowohl mit der Länge als namentlich mit dem Querschnitt

1 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 431. (Ges. Abh. II. S. 242.)

2 du Bois-Reymond, ebendaselbst S. 435 (247).

3 Als „postmortales Wachsthum der electromotorischen Kraft" wird zuweilen auch die unten angegebene stärkere Wirkung neuer, später angelegter Querschnitte bezeichnet.

4 Die von Schiff, Arnold u. A. behaupteten Muskelströme während der Todtenstarre und nach Lösung derselben sind nur schwache regellose galvanische Wirkungen, die ebensooft entgegengesetzte Richtung haben; vgl. Schiff, Lehrb. d. Muskel- und Nervenphysiologie S. 37. Lahr 1858—59; Arnold, Die physiologische Anstalt der Univers. Heidelberg S. 98. 1858.

5 Vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 714. 1848; II. 1. S. 19, 145, 150, 179, 283, 557. 1849; II. 2. S. 108, 113, 122. 1859; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 662; 1867. S. 307 (ges. Abh. II. S. 147, 228); Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 123. 1877.

6 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 279. (Ges. Abh. II. S. 206.)

die Stromstärke nach Ausgleichung der Widerstände, also die electromotorische Kraft, zunimmt.[1]

Schwächend wirken auf den Muskelstrom so ziemlich alle diejenigen Einflüsse, welche die Erregbarkeit herabsetzen, mögen dieselben das lebende Thier, oder den ausgeschnittenen Muskel getroffen haben.[2]

Die Temperatur hat auf die Kraft des Muskelstroms einen wesentlichen Einfluss. Vor Allem wird sie durch tödtliche Temperaturgrade, d. h. durch Gefrieren und durch Wärmestarre vernichtet. Bei plötzlicher Einwirkung von Siedehitze beobachtete du Bois-Reymond[3] eine Umkehrung des Stromes.

Innerhalb des vitalen Temperaturbereichs wird, wovon schon du Bois-Reymond[4] gewisse Andeutungen sah, nach meinen Untersuchungen[5] die Kraft durch Wärme für die Dauer ihrer Einwirkung erhöht, durch Kälte ebenso erniedrigt; die Schwankung kann innerhalb des angegebenen Bereichs bis 22 pCt. betragen, ist aber wahrscheinlich noch grösser, da die Temperaturen nur oberflächlich einwirken können. Ich fand ferner, dass wärmere Theile des lebenden Muskels sich gegen kältere positiv verhalten, also Temperaturdifferenzen im Muskel eine besondere electromotorische Kraft hervorbringen. Befindet sich endlich die erwärmte oder abgekühlte Substanz unmittelbar am künstlichen Querschnitt, so hat dies auf die Kraft des Muskelstroms keinen Einfluss, d. h. letztere ist nur abhängig von der Temperatur am Längsschnittsableitungspunct. Die genannten drei Sätze zusammen beweisen, dass die electromotorischen Wirkungen zwischen den verschiedenen Zuständen der Muskelsubstanz (Schicht am Querschnitt, wärmere Substanz, kältere Substanz) dem Gesetze der Spannungsreihe folgen, so dass die Potentialdifferenz zweier Glieder von zwischenliegenden Gliedern unabhängig ist.

In der Nähe der wärmestarr machenden Temperatur muss natürlich

---

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 694. 1848; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 431. (Ges. Abh. II. S. 244.)

2 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 165. Bemerkenswerth ist, dass Curare nach Roeber, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1869. S. 440, den Muskelstrom nicht schwächt, sondern sogar durch Hyperämie verstärkt.

3 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 180. 1849.

4 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 178; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 275. Anm. 2; Monatsber. d. Berliner Acad. 1867. S. 615. (Ges. Abh. II. S. 202, 334.)

5 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 163. 1871. Die Methode, bei welcher alle eigentlich thermoelectrischen Wirkungen auszuschliessen sind, d. h. alle correspondirenden Berührungsflächen heterogener Substanzen gleiche Temperatur haben mussen, bestand darin, dass der möglichst dünne Muskel (Sartorius) in Mandelöl von bestimmter Temperatur sei es ganz, sei es mit bestimmten Theilen eintauchte. Die Querschnittsableitung geschah vom thermischen Querschnitt; alle Ableitungen wurden durch starre Muskelstreifen vermittelt, die aus dem Oel herausragten.

**die Kraft des Muskelstroms trotz der Wärme abnehmen, so dass das Maximum der Kraft unterhalb 40° liegt. Ich fand es bei 26—30°, Steiner[1] später etwas höher, nämlich bei 35—40°.**

### 3. *Electromotorisches Verhalten des unversehrten Muskels.*

Das Gesetz des Muskelstroms war ursprünglich von du Bois-Reymond[2] dahin formulirt worden, dass sowohl natürlicher als künstlicher Querschnitt sich negativ verhalte gegen natürlichen oder künstlichen Längsschnitt. Als „natürlichen Querschnitt" bezeichnet er dabei das natürliche Ende der Fasern, oder auch den von diesen Enden ableitenden indifferenten Leiter, wie Sehne, aponeurotische Insertionsfläche, Knochen; als künstlichen Längsschnitt alle durch Längsspaltung des Muskels gewonnenen Flächen.

Indessen zeigte sich später, dass ein Irrthum vorgelegen hatte. In den ersten Versuchen war nämlich nicht beachtet worden, dass die zur Ableitung von der Sehne benutzten Substanzen, die gesättigte Kochsalzlösung der damaligen Ableitungsgefässe, die durchlässigen Eiweisshäutchen, mit welchen die Bäusche bekleidet waren, Gelegenheit hatten, den Muskel chemisch anzugreifen, und somit caustische Faserquerschnitte, also künstlichen Querschnitt herzustellen. Nachdem diese Fehlerquelle entdeckt war[3], zeigte sich das natürliche Muskelende von durchaus unregelmässiger Wirkung gegen die Faseroberfläche; meist verhielt es sich schwach negativ, häufig stromlos, zuweilen sogar positiv. Kälte, welcher die Frösche während des Lebens ausgesetzt waren, sollte diese Abweichung vom Verhalten des künstlichen Querschnitts begünstigen. Aber auch ohne solche Einwirkung zeigte sich regelmässig der natürliche Querschnitt, und zwar auch beim Warmblüter, viel schwächer negativ als der künstliche; Anätzung (Verwandlung in künstlichen Querschnitt) machte ihn sofort kräftig negativ. Den Unterschied im Verhalten des unversehrten und des quer durchschnittenen oder angeätzten Muskels schrieb du Bois-Reymond einer Gesetzwidrigkeit zu, die durch Eigenschaft des natürlichen Faserendes bedingt sei, und nannte das Verhalten „Parelectronomie". Die Parelectronomie ist also nach ihm allen Muskeln, wenn auch in sehr verschiedenem Grade, eigen.[4]

---

1 Steiner, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 382.
2 du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 515. 1848.
3 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 2. S. 26, 118. 1859.
4 Matteucci hatte von Anfang an behauptet, dass die Sehne sich gegen das „Innere" des Muskels, d. h. den künstlichen Querschnitt positiv verhält (vgl. z. B. Compt. rend. XIII. p. 540. 1841; XIV. p. 315. 1842). Die Ströme anscheinend unversehrter Glieder, den Nobili'schen „Froschstrom", hielt er für verschieden vom Mus-

Da möglicherweise die Präparation des Muskels schon mit Schädigungen der Oberfläche verbunden ist, scheint die volle Entscheidung über das Verhalten der natürlichen Faserenden nur am unenthäuteten Thiere möglich zu sein. Solche Versuche stellte zuerst du Bois-Reymond[1] am Frosche an, und entdeckte dabei vor Allem, dass sie durch eine mächtige electromotorische Wirkung der Froschhaut gestört werden. Jedes Stück der Haut ist Sitz einer von aussen nach innen gerichteten electromotorischen Kraft, welche indess durch Bestreichen der Haut mit Aetzmitteln, z. B. gesättigter Kochsalzlösung, rasch beseitigt werden kann. Thut man dies an zwei hinreichend grossen Hautstellen, und leitet nun von denselben ab, so beobachtet man nach du Bois-Reymond den gleichen Strom, den die enthäuteten Theile an den entsprechenden Stellen zeigen würden. Jedoch ist dieser Strom durch das Eindringen des Aetzmittels zu den Muskeloberflächen in beständiger Zunahme begriffen. du Bois-Reymond schloss hieraus, dass auch das unenthäutete Thier den Muskelstrom in dem Grade wie die isolirten unversehrten Muskeln besitze.

Im Jahre 1868 erhob ich gegen die Beweiskraft der angeführten Versuche am unenthäuteten Frosch den Einwand[2], dass zur Zeit der Zerstörung des Hautstroms das Aetzmittel bereits die Muskeloberfläche geschädigt habe. Ich konnte dies direct nachweisen, indem ich statt mit Kochsalzlösung mit Silbernitrat ätzte, worauf man die unterliegenden Muskeln getrübt sieht. Jedenfalls konnte der oben angeführte Versuch nicht entscheiden, dass das erste Auftreten eines Muskelstroms, der durch Aetzung beständig zunimmt, nicht schon selber von Aetzung herrührt.

Wählt man die Aetzstellen so, dass keine aponeurotischen Muskelflächen unterliegen, (z. B. die äussersten Zehenspitzen und die Rückenhaut) so findet man in der That keine dem Muskelstrom entsprechende Ablenkung, sondern der Kreis ist soweit stromlos, als überhaupt ein Kreis, der feuchte Leiter und Metalle enthält, strom-

---

kelstrom, und für dem Frosche eigenthümlich; in der That ist bei anderen Thieren nicht so leicht Gelegenheit zur Anätzung der Muskeloberflächen mit Hautsecret (vgl. unten). Der Froschstrom ist, wie du Bois-Reymond zuerst erkannte, die Resultirende der Ströme aller das Glied zusammensetzenden anscheinend unversehrten Muskeln. Den regellosen Strom des unverletzten Froschmuskels von dem absolut regelmässigen Muskelstrom bei künstlichem Querschnitt vorläufig zu sondern, war nicht ungerechtfertigt, und weniger weitgehend als die Hypothese der Parelectronomie. Neuerdings ist freilich erkannt, dass die Ströme undurchschnittener Muskeln, und somit der Froschstrom, durchaus gleichen Ursprungs mit dem Muskelstrom sind, nämlich von verletzten Muskelfasern herrühren.

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 2. S. 7. 1859.

2 Hermann, Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven III. S. 6. Berlin 1868.

los sein kann.[1] Dasselbe ergiebt sich, wenn man einen (curarisirten) Frosch 10 Secunden lang in gesättigte Sublimatlösung eintaucht, mit Wasser abspült, und schnell von zwei beliebigen Puncten ableitet[2]; verliert man Zeit, so tritt Durchätzung ein; bei diesem Verfahren sind die (allerdings sehr geringen) Einmischungen der Hautströme vom nicht geätzten Hautantheil vermieden. Bei Fischen, welche keinen Hautstrom besitzen[3], genügt Curarisirung nach längerem Aufenthalt in Wasser von Zimmertemperatur, um Stromlosigkeit bei jeder Ableitung zu erhalten.[4]

Legt man am Frosche, nach Aetzung an Zehenspitze und Rücken, einen Muskel, z. B. den Gastrocnemius bloss, ohne ihn aber auszuschneiden, so tritt ein seinem gewöhnlichen Verhalten entsprechender Strom auf, welcher auch nach dem Wiederauflegen der Haut bestehen bleibt. Ich glaubte anfangs, dass der blosse Luftzutritt zur Muskeloberfläche den Muskel schon schädige[5]; fand aber später, dass nur das unvermerkte Zutreten des ätzend wirkenden Hautsecrets den Muskelstrom entwickelt.[6] In der That zeigen Muskeln, welche nirgends Verwachsungen ihres Fleisches besitzen, z. B. der Gastrocnemius des Frosches, mit grösster Vorsicht, d. h. mit Vermeidung jedes Drucks, jeder Erwärmung, jeder Berührung des Fleisches mit Fremdkörpern und namentlich mit Hautsecret, präparirt, keinen Muskelstrom.[7]

Die zahlreichen Angaben über Muskelströme angeblich unversehrter Oberschenkelmuskeln des Frosches[8] sind für unsre Frage ohne Bedeutung, weil an keinem einzigen dieser Muskeln die eben erwähnten Bedingungen erfüllt sein können. Sie sind alle so mit einander oder mit der Haut verwachsen, dass kein einziger präparirt werden kann, ohne dass er selber verletzt ist oder ihm fremde musculöse Anhänge mit künstlichen Querschnitten anhaften. Die Gegen-

1 Hermann, a. a. O. S. 14; Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 16. 1870.
2 Derselbe, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 26. 1870.
3 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 2. S. 16. 1859.
4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 152. 1871.
5 Derselbe, Untersuchungen III. S. 24, 35—42. 1868.
6 Derselbe, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 38. 1870.
7 Derselbe, ebendaselbst III. S. 35. 1870. Es sind hier noch einige Aufsätze anzuführen, welche den Strom unversehrter Muskeln vertheidigen und wesentlich nur noch in literar-geschichtlicher Hinsicht interessant sind: H. Munk, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 529; 1869. S. 649; 1876. S. 200; Worm Müller, Versuche über die Einflüsse der Wärme etc. auf die electromotorischen Kräfte der Muskeln und Nerven. Vorl. Mitth. Würzburg 1868; Untersuchungen aus d. physiol. Labor. in Würzburg II. S. 181. 1869; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870. S. 208. (Vgl. auch Hermann, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1868. S. 112, und die in den vorstehenden Noten genannten Arbeiten.)
8 Vgl. solche namentlich bei du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 663. (Ges. Abh. II. S. 149.)

wart künstlicher Querschnitte am Präparat ist aber ausreichend um selbst an entfernten Puncten desselben electromotorische Wirkungen hervorzurufen.[1]

Ein Muskel, welcher sich leicht ohne jede Verletzung blosslegen lässt, ist das Herz. Hier fand ENGELMANN[2] bei jeder Art der Ableitung völlige Stromlosigkeit.

Weitere Beweise für die Stromlosigkeit unversehrter Muskelfasern hat ENGELMANN[3] an sog. pleiomeren Muskeln gewonnen, d. h. an solchen, welche der Länge nach an einander gereihte Fasern besitzen. Schon jeder Muskel mit sehnigen Scheidewänden (Incriptiones tendineae), wie der Rectus abdominis, der Gracilis und Semimembranosus des Frosches[4], zeigt dies Verhalten, vollends die Muskeln des Herzens und sämmtliche glatten Musculaturen, in welchen einzelne Muskelzellen an einander gereiht sind. Ein künstlicher Querschnitt verliert hier seine Wirksamkeit vollständig nach einiger Zeit, während neue, tiefer hinein angelegte Querschnitte noch die volle Kraft zeigen; die Kraft schwindet nämlich, sobald die verletzten Elemente durch und durch abgestorben sind, ein Beweis, dass die nicht verletzten, auf welche der Absterbeprocess nicht übergeht, keinen Strom besitzen. Die gleiche Beobachtung hatte ich schon vorher an pflanzlichen Organen gemacht, und ebenso erklärt.[5]

Endlich fand ENGELMANN[6], dass auch gewöhnliche Muskeln, denen subcutan ein Querschnitt beigebracht ist, nach einiger Zeit unter dem Einfluss der Circulation und Innervation stromlos werden; wenn aber Einflüsse vorhanden sind, welche sogar den Strom künstlicher Querschnitte beseitigen, so können gewiss nicht die natürlichen Faserenden während des ganzen Lebens mit Strom begabt sein.

Wir schliessen aus all diesen Thatsachen, dass die quergestreiften Muskeln im vollkommen unversehrten Zustande völlig stromlos sind. Der Muskelstrom ist also an die Existenz künstlicher Querschnitte gebunden, und sein Grundgesetz lautet folgendermassen:

---

1 DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1871. S. 592. (Ges. Abh. II. S. 390.)

2 ENGELMANN, Utrechter Onderzoekingen (3) III. S. 101. 1874. Lehrreich für die Präexistenzfrage ist, dass sorgfältige Forscher früher die Herzspitze negativ gegen die Basis gefunden hatten (vgl. z. B. KÖLLIKER & H. MÜLLER, Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg VI. S. 528. 1856).

3 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 116. 1877.

4 Vgl. ECKER, Die Anatomie des Frosches S. 111—114. Braunschweig 1864; HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 49; DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 351. (Ges. Abh. II. S. 573.)

5 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 159. 1871. Auch an Pflanzen nämlich sind künstliche Querschnitte vorübergehend negativ; die Literatur s. i. Anhang zu diesem Cap.

6 ENGELMANN, ebendaselbst XV. S. 328. 1877.

An einer verletzten lebenden Muskelfaser verhält sich der künstliche Querschnitt negativ electrisch gegen die unversehrte Längsoberfläche.

Anätzung der ganzen Oberfläche eines Muskels oder eines ganzen Gliedes kann, wo sie Fasern in ganzer Länge zerstört, zu keinem Strom Anlass geben, wohl aber, wo Fasern nur mit einem Theile der Aetzung preisgegeben sind. Dies ist aber stets der Fall wo dünne Aponeurosen schräge Faseransätze bekleiden. Solche Flächen verhalten sich deshalb, und zwar wegen der Ausbildung von Neigungsströmen besonders kräftig, negativ gegen den Rest; daher der aufsteigende Strom angeätzter Froschschenkel (Froschstrom). Kleinere Aetzstellen sind aus gleichem Grunde nur an aponeurotischen Stellen von erheblicher Wirksamkeit, während sie an der Längsoberfläche nur zu localen Strömen Anlass geben, für welche überdies die Muskelmasse eine gute Nebenschliessung bildet.

Die Frage, ob der Muskel, wie der Nerv, electrotonische Eigenschaften besitze, wird zweckmässiger in der Nervenphysiologie behandelt (vgl. Band II. Cap. 4).

## IV. Das galvanische Verhalten des erregten Muskels.

### *1. Der Muskel mit künstlichem Querschnitt.*

Wenn man von einigen unklaren und widerspruchsvollen Angaben Matteucci's absieht, so war vor du Bois-Reymond über das galvanische Verhalten des gereizten Muskels nichts bekannt. du Bois-Reymond[1] fand, dass beim Tetanisiren eines Muskels von seinem Nerven aus der Ruhestrom (zu jener Zeit hatten alle angewandten Muskeln künstlichen Querschnitt) beträchtlich abnimmt, und dass diese negative Schwankung während des Tetanus bestehen bleibt. Er zeigte, dass die Erscheinung weder von einer Widerstandszunahme im Kreise oder im Muskel selbst[2], noch von einer Lageveränderung der Electroden, noch von Gestaltveränderung des Muskels[3], noch von Zweigen der erregenden Ströme, sondern von einer Aenderung der electromotorischen Kraft im Muskel herrührt. Nach dem Aufhören des Tetanus bleibt eine dauernde Schwächung des Ruhestroms zurück (s. hierüber unten).

---

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 25. 1849.

2 Im Gegentheil fand du Bois-Reymond (a. a. O. S. 82), dass der Leitungswiderstand der Muskelsubstanz durch den Tetanus vermindert wird.

3 Der Muskel wird in einer besonderen Vorrichtung unbeweglich ausgespannt; dies ist schon deshalb nöthig, um die Zurückziehung desselben von den Electroden zu verhindern.

Dass die negative Schwankung nicht von einem dem ruhenden Muskelstrom entgegengesetzten, von ihm unabhängigen neuen Strome herrührt, ergiebt sich daraus, dass bei veränderter Ableitung die Schwankung mit dem Ruhestrom gleichen Schritt hält, so dass den schwachen Strömen schwache negative Schwankung, den stromlosen Anordnungen keine Schwankung entspricht.[1]

Die vollkommenste Art die negative Schwankung zu beobachten, besteht darin, den ruhenden Muskelstrom zu compensiren. Am besten leitet man von einem regelmässig gebauten Oberschenkelmuskel, z. B. vom Adductor magnus ab, den man mit einem thermischen Querschnitt versieht (s. oben S. 194). Der Muskel wird mittels irgend einer Vorrichtung straff ausgespannt, vom lebenden und vom wärmestarren Ende zur Boussole abgeleitet, der Ruhestrom compensirt, und nun der Nerv tetanisirt. Sofort beginnt eine Ablenkung in dem dem Muskelstrom entgegengesetzten Sinne; der Magnet bewegt sich mit zuerst beschleunigter, dann abnehmender Geschwindigkeit einer neuen Gleichgewichtslage zu. Bei anhaltendem Tetanisiren kehrt er aber alsbald wieder um (d. h. die Schwankung nimmt ab), und kann während der Reizung selbst die Gleichgewichtslage nahezu wiedererreichen.[2] Nach Aufhören der Reizung erfolgt beschleunigter Rückgang, wofern nicht der letzterwähnte Fall eingetreten war. Nie wird aber die Gleichgewichtslage völlig wieder erreicht; es bleibt eine anhaltende Schwächung des Ruhestroms zurück, deren Grad von der Heftigkeit und Dauer des Tetanus abhängt.[3]

Das Auftreten der Schwankung bei compensirtem Ruhestrom ist der sicherste Beweis, dass eine Abnahme der electromotorischen Kraft zu Grunde liegt.[4] Der Betrag der Kraftabnahme lässt sich aus der Vergleichung der Ablenkungen des Ruhestroms und der Schwankung mit ziemlicher Sicherheit entnehmen (wenn nämlich der Einfluss etwaiger Aenderung des Leitungswiderstands der Muskelsubstanz durch Aufnahme sehr grosser Widerstände in den Kreis eliminirt ist); er beträgt bis zu 40 pCt. des Ruhestroms; jedoch bedarf diese Angabe, wie unten gezeigt wird, noch eines wesentlichen Zusatzes.

---

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 86. 1849; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 534. (Ges. Abh. II. S. 415.)

2 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 529. (Ges. Abh. II. S. 411.)

3 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 2. S. 151, 291, 356. 1859; Roeber, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870. S. 633; du Bois-Reymond, ebendaselbst 1873. S. 529. (Ges Abh. II. S. 412.)

4 Da beim Compensationsverfahren der Widerstand des stromlos gemachten Kreises ohne Einfluss ist (vgl. auch die Formeln, oben S. 188 f.), so kann auch niemals blosse Widerstandsänderung im stromlosen Kreise den Compensationszustand aufheben. Eine Erweiterung dieses Satzes auch für solche Fälle wo nur die abgeleiteten nicht die inneren Ströme eines Körpers compensirt sind, s. unten sub V.

Bei einer einzelnen Zuckung sah du Bois-Reymond anfangs keine negative Stromesschwankung auftreten; doch bewies er ihr Dasein auf anderem Wege (s. unten) und nahm daher an, dass nur das träge Nadelpaar dem sehr flüchtigen Schwankungvorgang nicht folgen könne. In der That gelingt es an den neuerdings gebräuchlichen empfindlichen Boussolen mit sehr leichten Magneten sehr gut, die negative Stromesschwankung bei Einzelzuckungen wahrzunehmen.[1]

Allein schon damals liess sich das Dasein der negativen Stromesschwankung auch für einzelne Zuckungen beweisen, und zwar durch das physiologische Rheoscop. Matteucci[2] hatte nämlich im Jahre 1842 entdeckt, dass wenn man einem Muskel den Nerven eines zweiten Muskels oder stromprüfenden Froschschenkels so anlegt, dass er Längs- und Querschnitt berührt[3], bei jeder Zuckung des ersten Muskels auch der zweite Muskel zuckt; allein erst du Bois-Reymond erkannte den wahren Grund dieser „inducirten" oder richtiger „secundären Zuckung"; der Nerv des zweiten Muskels wird nämlich nach dem allgemeinen electrischen Erregungsgesetze durch die plötzliche Schwankung des Muskelstroms im ersten Muskel erregt. du Bois-Reymond bewies, dass es nur darauf ankommt, dass der beständige Strom des ersten Muskels auf irgend eine Weise einer Strecke des zweiten Nerven zugeleitet und dann der erste Muskel irgendwie (am besten natürlich von seinem Nerven aus) zur Zuckung gebracht wird. Die secundäre Zuckung bleibt aus, wenn der zweite Nerv dem ersten Muskel in unwirksamer Anordnung, oder nur mit einem Puncte anliegt; ferner wenn ein zwischen Muskel und Nerv gelegtes Metallblatt dem Muskelstrom eine so gute Abgleichung gewährt, dass kein Zweig den Nerven durchfliesst.

Sehr wichtig gestaltet sich nun dieser Versuch, wenn man den ersten Muskel, statt in einfache Zuckung, in Tetanus versetzt. Man sieht dann, wie du Bois-Reymond entdeckt hat[4], auch den zweiten Schenkel in Tetanus gerathen. Dieser „secundäre Tetanus" ist ein Beweis, dass der Muskelstrom nicht einfach im Beginn des Tetanus auf einen Minimalwerth herabgeht und in diesem bis zum Ende desselben verharrt — denn in diesem Falle dürfte nur am Anfang

1 Vgl. Meissner & F. Cohn, Ztschr. f. rat. Med. (3) XV. S. 46. 1862; Holmgren, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1864. S. 291; Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 233. 1877.

2 Matteucci, Compt. rend. XV. p. 797. 1842; und an vielen anderen Stellen.

3 Weiter unten wird sich zeigen, dass die Bedingungen des Versuchs noch etwas weiter gefasst werden können, wie sie auch von Matteucci allgemeiner angegeben worden sind.

4 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 87. 1849 (zuerst mitgetheilt in Ann. d. Physik LVIII. S. 1. 1843).

und am Schluss des Tetanus der stromprüfenden Schenkel zucken, — sondern dass der Muskelstrom während der negativen Schwankung in fortwährendem raschen Auf- und Niedergehen begriffen ist; jede dieser Schwankungen, welche durch die Curve *b c d e f . . l m* Fig. 39 dargestellt werden können, wirkt als Reiz auf den stromprüfenden Nerven. Man wird schon hiernach nicht zweifeln, dass jedem Reizstoss im tetanisirten Muskel eine negative Schwankung entspricht, und dass nur der Magnet sich viel zu langsam bewegt um ebenfalls ein rasches Hin- und Hergehen zu zeigen, so dass er die scheinbare Schwankungscurve *b p q m* ergiebt.

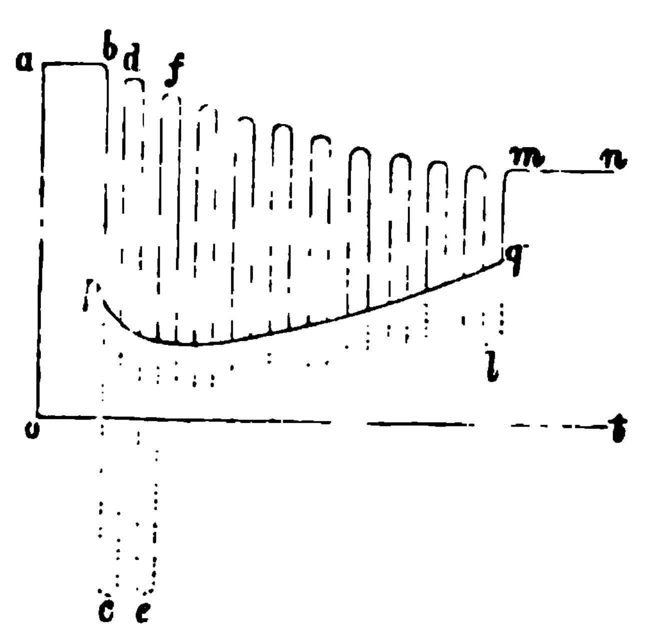


Fig. 39. Negative Schwankung im Tetanus.

Ueber die Behauptung von Morat & Toussaint, dass bei ermüdeten Muskeln oder sehr frequenter Reizung der secundäre Tetanus ausbleibe, ferner über das Verhalten des secundären Tetanus bei den verschiedenen Arten des primären Tetanus s. oben S. 51.

Da das Telephon für die Wahrnehmung schwacher tetanisirender Inductionsströme ein noch viel empfindlicheres Mittel ist, als der stromprüfende Froschschenkel, sollte man meinen, dass dasselbe, mit einem tetanisirten Muskel verbunden, die oscillirenden Actionsströme durch ein Geräusch anzeigen müsste; dies ist indess nicht der Fall.[1] Der Grund kann wohl nur im zeitlichen Verlauf der Actionsströme gesucht werden.

Durch Verbindung eines dritten Nerven mit dem zweiten Muskel u. s. w. kann man auch tertiäre, quartäre etc. Zuckungen hervorrufen und es kann vorkommen, dass eine tertiäre Zuckung ohne secundäre auftritt.

Die durch den secundären Tetanus gewonnene Erkenntniss zeigte zugleich eine wesentliche Schwierigkeit hinsichtlich des eigentlichen Betrags der negativen Schwankung. Der vom Galvanometer angezeigte Stand des Muskelstroms im Tetanus, welchem die Linie *bpqm* Fig. 39 entspricht, bezeichnet die Summe der Einwirkungen auf den Magneten während der Zeit ($\int i.dt$), und sagt nichts darüber aus, ob den Einzelschwankungen Schwächung, Annullirung oder Umkehrung des Ruhestroms entspricht. (Dieser Unsicherheit ist in Fig. 39 durch Punctirung resp. Weglassung des unteren Endes der Einzelschwankungen Rechnung getragen.[3]) Vor der Anwendung der neueren Methoden (Compensation,

1 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 504. 1878. (Im Orig. ist durchweg mm. statt cm. zu lesen.)

2 Vgl. Marmé & Moleschott, Molesch. Unters. I. S. 32. 1856.

3 Man erkennt leicht, dass die Figur zugleich die Abnahme in der Intensität der Wirkung, sowie die negative Nachwirkung darstellt.

unpolarisirbare Electroden, aperiodischer Magnet) war sogar die Lage der Linie *p q* selbst zweifelhaft; am Multiplicator ging der Rückschwung der Nadel, unterstützt durch die Polarisation, meist über den Nullpunct hinweg.

Die Frage nach dem Betrage der Einzelschwankung kann erst unten weiter verfolgt werden.

### *2. Verhalten unversehrter Muskeln bei der Thätigkeit.*

Als du Bois-Reymond auch unversehrte oder wenigstens anscheinend unversehrte (vgl. oben S. 197) Muskeln auf ihr Verhalten beim Tetanisiren untersuchte, fand er an dem damals fast ausschliesslich zu solchen Versuchen benutzten Gastrocnemius eine galvanische Wirkung, welche er ebenfalls negative Schwankung nannte. Der „parelectronomische“ Gastrocnemius zeigte beim Tetanisiren einen absteigenden Strom, auch wenn kein aufsteigender Ruhestrom da war.[1] Absolut genommen war also dieser Strom vergleichbar der Ablenkung durch negative Schwankung des normalen Ruhestroms. Aus Gründen, welche später einleuchten werden, wollen wir diesen Strom lieber den „Actionsstrom“ nennen.[2]

Der absteigende Actionsstrom des tetanisirten Gastrocnemius giebt secundären Tetanus, und einzelne Zuckungen des Muskels geben secundäre Zuckung, so dass also zur Anstellung des Versuches über secundäre Contractionen künstliche Querschnitte überhaupt nicht nöthig sind. Wir schliessen daraus, dass jeder einzelnen Zuckung des Gastrocnemius, und jedem Reizstoss beim Tetanus ein Momentanstrom entspricht, den wir zunächst als absteigend annehmen. Näheres über diese Ströme s. unten.

In neuerer Zeit sind auch an anderen „parelectronomischen“ Muskeln derartige Versuche, zunächst von du Bois-Reymond, angestellt worden.[3] Als allgemeines Gesetz ergab sich, dass im Tetanus ein im Muskel vom Längsschnitt zum sehnigen Ende gerichteter Actionsstrom auftritt, gleichgültig ob und welcher Ruhestrom vorhanden ist.

Ferner fand du Bois-Reymond mit den neueren verbesserten Methoden einen wesentlichen Unterschied in Betrag, zeitlichem Verlauf und Nachwirkung zwischen der negativen Schwankung bei künstlichem Querschnitt und dem Actionsstrom parelectronomischer Mus-

---

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 2. S. 142. 1859.

2 Hermann, Untersuchungen III. S. 61. 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 193. 1877.

3 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 535. (Ges. Abh. II. S. 416.)

den ich mit Vortheil später eine kleine Quecksilberkuppe angebracht habe, um die zuweilen sehr störenden Erschütterungen zu vermeiden[1]; $q$ und $d$ sind in den Reizkreis $R_1 R_2$ eingeschaltet. Die Boussolcontactspitzen streifen über den Quecksilbermeniscus der beiden isolirten Stahlnäpfe $q_1$ und $q_2$, die in den Boussolkreis ($B_1 B_2$) eingeschaltet sind; diese Näpfe, welche etwa 18 Winkelgrade oder $^1/_{20}$ des Umgangs einnehmen, stehen auf den Radien $p_1 p_2$, deren Stellung verändert werden kann, so dass die Strecke des gleichzeitigen Eintauchens beider Spitzen d. h. die Länge der Zeit $ab$, von $^1/_{20}$ der Umdrehungszeit an, beliebig verkürzbar ist. Der Abstand der Zeiten $ab$ von den Reizmomenten $r$ (Fig. 41) wird durch die Verstellung des den Reizcontact tragenden Schiebers $s$ auf der in 1000 Theile getheilten Peripherie der Grundscheibe verändert; diese Verstellung kann grob aus freier Hand und fein durch die Micrometerschraube $a$ bewerkstelligt werden. Der den Contact $d$ tragende in der Federbüchse $b$ gehende Arm wird durch die Schraube $h$ auf und nieder bewegt und dadurch, sowie durch die Neigung der Spitze $c$ der Contact regulirt. Beträgt die Umlaufszeit des Rades $^1/_8$ Secunde, so entspricht jeder Theilstrich $^1/_{8000}$ Secunde, jedoch geht die Genauigkeit der Bestimmung des Zeitintervalls zwischen Reizmoment und Boussolschluss nicht so weit, wegen der Deformation der Quecksilberoberflächen durch das Streifen. Ueber die Justirung des Instruments vgl. BERNSTEIN, a. a. O. Die während der Boussolschlussdauer $a_1 b_1$ vorhandenen Ströme wirken auf die Boussole natürlich nicht mit voller Kraft, sondern nur mit einem so grossen Theil derselben, wie das Verhältniss der Zeit $a_1 b_1$ zur ganzen Umlaufsdauer $a_1 a_2$ beträgt. Da aber dies Verhältniss constant bleibt, so sind die Ablenkungen aller Einzelversuche unter einander vergleichbar. Wäre die Schlussdauer $a_1 b_1$ sehr klein, so würde man durch ihre Verschiebung die jedem Zeitdifferential entsprechende Intensität des Stromes kennen lernen, und so den zeitlichen Verlauf genau feststellen können. Da die Zeit $ab$ aber ziemlich beträchtlich ist, so erfährt man den zeitlichen Verlauf nur ungefähr.

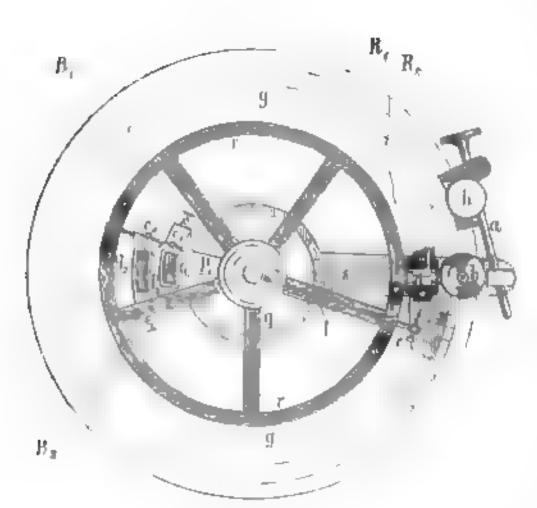


Fig. 42. BERNSTEIN's Differential-Rheotom, von oben gesehen. Der Träger des oberen Axenlagers und das Fusstativ ist weggelassen.

Die Versuche ergaben, dass die Schwankung viel steiler ent-

1 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 411. 1877; ebenso ENGELMANN, ebendaselbst XVII. S. 71. 1878.

steht als sie verschwindet, dass ferner das Intervall *i* zwischen ihrem Beginn und dem Moment der Reizung um so grösser ausfällt, je grösser der Abstand *d* zwischen der Reizstelle und der Längsschnittselectrode ist; der Abstand zwischen Reizstelle und künstlichem Querschnitt ist dagegen gleichgültig. Die Grössen *i* und *d* sind einander proportional, woraus sich ergiebt, dass die negative Schwankung genau in dem Momente beginnt, in welchem die Erregung den Längsschnittspunct erreicht, dass sie also kein sog. Latenzstadium hat; denn wäre ein solches ($\lambda$) vorhanden, so könnte nicht *i* und *d*, sondern nur $i-\lambda$ und *d* einander proportional sein. Der Quotient $d/i$ ergiebt die Fortleitungsgeschwindigkeit der Erregung in der Muskelfaser, und beträgt im Mittel 2,93 Meter.[1]

In einer weiteren Versuchsreihe leitete BERNSTEIN von zwei symmetrischen Längsschnittspuncten des Muskels ab, so dass kein Ruhestrom vorhanden war. Der Erfolg war eine doppelsinnige Schwankung oder richtiger ein doppelsinniger Actionsstrom. Der der Reizstelle nähere Längsschnittspunct verhielt sich nämlich gegen den entfernteren zuerst negativ, dann positiv; der letztere Strom, den BERNSTEIN als „positive Schwankung" bezeichnete, war schwächer als der erstere. Das zeitliche Intervall $i'$ zwischen beiden Phasen zeigt sich proportional der Distanz $d'$ beider Längsschnittspuncte, und der Quotient $d'/i'$ ergiebt sich nahezu gleich dem eben erwähnten Quotienten $d/i$; es ist also klar, dass der der Reizstelle nähere Längsschnittspunct sich gegen den entfernteren negativ verhält, so lange ersterer in Erregung ist; ist die Erregung zum entfernteren Längsschnittspunct gelangt, so verhält sich dieser negativ gegen den ersteren. J e d e r e r r e g t e M u s k e l p u n c t v e r h ä l t s i c h a l s o n e g a t i v g e g e n j e d e n r u h e n d e n, und es steht offenbar nichts im Wege auch die negative Schwankung des Längsquerschnittsstroms in der ersten Versuchsreihe so zu deuten, dass der Längsschnittspunct unter dem Einfluss der durchgehenden Erregung negativ wird gegen den Rest des Muskels.

Die Dauer dieser Negativität ergab sich aus der ersten Versuchsreihe im Mittel zu 0,004 Secunde; aus der zweiten liesse sie sich begreiflicherweise nur dann entnehmen, wenn man so lange Muskeln zur Verfügung hätte, dass die Erregung am zweiten Längsschnittspunct erst etwa 0,004 Secunde später als am ersten beginnt, wozu ein Abstand von etwa 12 mm. erforderlich wäre. Letztere Länge kann man auch mit BERNSTEIN als die Länge der Reizwelle im Mus-

1 Diese Zahl ist wahrscheinlich für den ganz unversehrten Muskel zu klein; vgl. unten.

kel bezeichnen, insofern eine Strecke von dieser Länge gleichzeitig in Erregung begriffen ist, und dieser Zustand wellenartig vorschreitet.

Ein fernerer Schluss aus diesen Versuchen ist, dass die Negativität, deren Fortpflanzungsgeschwindigkeit der der Contraction gleichkommt (vgl. oben S. 54), die aber keine Latenzzeit hat, während letztere eine Latenzzeit von 0,01 Sec. besitzt, dieser an allen Puncten voraufgeht, und schon beendet ist, ehe die Verkürzung eintritt. Man kann also sagen, dass der Contractionswelle eine Negativitätswelle vorausläuft. Endlich nimmt sowohl die Negativität als (s. oben S. 55) die Contraction während ihres Ablaufs durch die Faser an Intensität ab.[1]

Die oben S. 205 offen gelassene Frage nach dem Betrage der negativen Schwankung konnte durch die eben erwähnte Untersuchung beantwortet werden. Selbst in ihrem Maximum ging die Schwankung nie bis zur Annullirung geschweige denn bis zur Umkehr des Muskelstroms.[2]

### *4. Verhalten der natürlichen Faserenden bei der Erregung.*

Die erste genauer zergliedernde Versuchsreihe über den Actionsstrom eines unversehrten Muskels bei Einzelreizung ist unter Bernstein's Leitung und mit dessen Rheotom von S. Mayer[3] angestellt worden, und zwar am Gastrocnemius des Frosches, bei Ableitung von beiden sehnigen Enden. Es zeigte sich ein zuerst absteigender, dann aufsteigender Actionsstrom, oder — wie man sich damals ausdrückte, weil man den absteigenden Strom mit der negativen Schwankung des am Achillesspiegel angeätzten Muskels identificirte — eine zuerst negative, dann positive Schwankung; war der Achillesspiegel angeätzt, so fehlte der aufsteigende („positive") Theil des Actionsstroms. Schon vier Jahre vorher hatte in du Bois-Reymond's Laboratorium Holmgren[4] mit einem leichten Magneten, ohne Rheotom häufig doppelsinnige Schwankungen am Gastrocnemius beobachtet, ausserdem aber Fälle rein negativer und rein positiver Schwankung.

---

1 Ueber ähnliche Versuche am Säugethiermuskel vgl. Bernstein & Steiner, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 536. Ueber die Frage der Abnahme s. auch unten S. 214.

2 Die früheren vergeblichen Versuche, die Umkehrfrage zu entscheiden, sind von du Bois-Reymond zusammengestellt: Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 610. (Ges. Abh. II. S. 484.)

3 S. Mayer, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 655.

4 Holmgren, Med. Centralbl. 1864. S. 291; ausführlicher Upsala läkareförен. förh. II. S. 160. 1867, und Arch. f. Anat. u. Physiol. 1871. S. 237 (aus dem Schwedischen übersetzt).

Letztere waren bereits 1862 von MEISSNER & FRANZ COHN [1] an tetanisirten und an zuckenden Gastrocnemien beobachtet und zum Ausgangspuncte einer besonderen Theorie gemacht worden.[2] HOLMGREN glaubte gefunden zu haben, dass der positive Theil der Schwankung nicht wie der negative in das Latenzstadium, sondern in das Stadium der Verkürzung hineinfällt. Indem er mittels des DU BOIS'schen Froschunterbrechers dem Muskelstrom nur in einem der drei Hauptstadien der Zuckung (Latenzstadium, Verkürzung, Erschlaffung) zur Boussole Zutritt gestattete, fand er, dass nur dem mittleren Stadium positive Schwankung entspreche; sie müsse also mit der Formveränderung zusammenhängen, und entweder von innerer Reibung oder wahrscheinlicher von der Aenderung des Neigungswinkels der Fasern gegen den Sehnenspiegel herrühren.[3]

Die MAYER'sche Beobachtung am Rheotom wurde von LAMANSKY[4] und DU BOIS-REYMOND[5], und von BERNSTEIN & STEINER[6] auch für den Gastrocnemius des Kaninchens bestätigt. Später wiederholte ich sie mit einem nicht repetirenden Rheotom, welches gestattete den Boussolkreis mittels eines Fallkörpers zu einer genau bestimmbaren Zeit nach der Reizung auf einen kurzen Moment zu schliessen.[7] (Die nähere Beschreibung des Fall-Rheotoms s. unten.) Nach diesen Untersuchungen fällt jedoch der Uebergang des absteigenden in den aufsteigenden Actionsstrom keineswegs mit dem Beginn der Zuckung zusammen, sondern noch in das Latenzstadium hinein. Eine weitere Bestätigung erhielt dieser Umstand durch eine unter DU BOIS-REYMOND's Leitung angestellte Untersuchung von GAD.[8] Mit einem von SIEMENS construirten Fall-Rheotom wurde kurze Zeit nach der Reizung der Boussolkreis durch Wegräumung einer Nebenschliessung zugänglich gemacht, aber beim Beginn der Zuckung vom Muskel selbst (mittels des Froschunterbrechers) wieder geöffnet; die Vorgänge nach dem Beginn der Zuckung waren also von der Beobachtung ganz ausgeschlossen. Trotzdem erschien der Actionsstrom doppelsinnig; beide Phasen desselben gehören also dem Latenzstadium an.

---

1 MEISSNER & COHN, Ztschr. f. rat. Med. (3) XV. S. 27. 1862. (Vorl. Mitth. von MEISSNER ebendaselbst XII. S. 344. 1861.)

2 Vgl. über dieselbe DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 564. (Ges. Abh. II. S. 439.)

3 Die Versuche und ihre Methode sind ausführlich mitgetheilt in: F. HOLMGREN, Om den elektriska strömfluktuationen hos den arbetande muskeln. I. Upsala 1873.

4 LAMANSKY, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 193. 1870.

5 DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 580. (Ges. Abh. II. S. 452.)

6 BERNSTEIN & STEINER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 526.

7 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 235. 1877.

8 GAD, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 37.

Da somit beide Stadien des Actionsstroms mit dem Erregungsvorgang selbst zusammenhängen, vermuthete du Bois-Reymond, dass die Doppelsinnigkeit aus der Interferenz der Wirkungen beider Muskelenden hervorgehe. Bei Ableitung von Mitte und einem sehnigen Ende regelmässiger Muskeln fand er nämlich stets nur einseitigen, und zwar zur Sehne gerichteten Actionsstrom („rein negative Schwankung“)[1] und zwar (wie für den Tetanus schon oben, S. 206, erwähnt) stärker, wenn das sehnige Ende durch Anätzung in künstlichen Querschnitt verwandelt ist. Wird nun von beiden sehnigen Enden eines Muskels abgeleitet, so superponiren sich ihre beiden, entgegengesetzt gerichteten Actionsströme; sie würden sich annulliren, wenn beide gleich stark und von gleichem zeitlichen Verlauf wären; ist dies nicht der Fall, so könne einsinnige oder doppelsinnige Schwankung resultiren. Am Gastrocnemius überwiege, wenn die untere Sehne geätzt ist, deren (absteigende) Schwankung, der Muskel wirke also rein negativ wie schon Mayer bemerkt hat; ist der Muskel unversehrt, so gehe die untere (absolut „negative“) Schwankung der oberen (absolut „positiven“) wegen verschiedenen zeitlichen Verlaufs, dessen nähere Ursache unbekannt, vorauf.[2]

Diese Auffassung der doppelsinnigen Schwankung erwies sich indessen in einer von mir angestellten Untersuchung[3] als irrthümlich. Vor Allem zeigte sich, dass grade bei Ableitung von Mitte und einem Ende regelmässiger Muskeln ganz regelmässig ein doppelsinniger Actionsstrom auftritt, bestehend aus einer ersten, atterminalen (d. h. zum Ende hin gerichteten) und einer zweiten, abterminalen (d. h. vom Ende weg gerichteten) Phase. Die zweite Phase fehlt vollständig, wenn das Muskelende künstlichen Querschnitt hat, sie ist ferner stets schwächer als die erste, und wird durch Ermüdung und Absterben noch weiter geschwächt, so dass sie bald ganz verschwindet, oder wenigstens von der ersten Phase überdeckt wird: beide Phasen schieben sich ausserdem im Laufe des Absterbens immer weiter hinaus. Dass die abterminale Phase des einen Muskelendes nicht etwa ein Stromzweig der atterminalen Phase des anderen ist, ergiebt sich mit vollster Sicherheit daraus, dass beide Enden an regelmässigen Muskeln gleichzeitig zuerst ihre atterminale und dann ihre abterminale Phase durchmachen. In Fig. 43 sind beide Phasen durch die Zahlen 1 und 2 dargestellt, ihre Intensität durch

1 Diese Angabe ist, wie weiter unten erwähnt wird, thatsächlich unrichtig.
2 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 663. (Ges. Abh. II. S. 527.)
3 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 235. 1877.

die Länge der Pfeile und die Höhe der Wellen. (Die Ableitung geschah nach der oben S. 187 erwähnten Methode mit quer umschlingenden feuchten Fäden.) Wird von beiden Muskelenden abgeleitet, so ergiebt sich in jedem Momente die algebraische Summe der Wirkungen beider Hälften für sich; diese Summe ist bei genau symmetrisch gebauten Muskeln Null, bei andern wechselt sie mit der Zeit ihr Vorzeichen; diese Ableitung stellt den vergleichsweise wenigst interessanten Fall dar. Beim Gastrocnemius ist übrigens die Ableitung von beiden sehnigen Enden, wegen des eigenthümlichen Baues dieses Muskels, im Grunde als eine Ableitung von Mitte und unterem Ende des Muskels zu betrachten (s. unten).

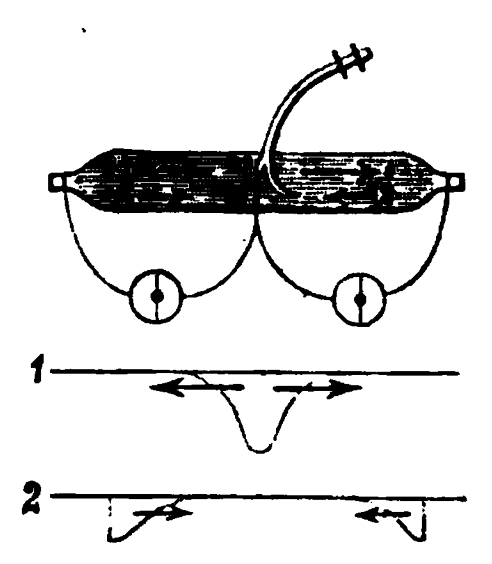


Fig. 43. Doppelsinniger phasischer Actionsstrom bei indirecter Reizung.

Die Erklärung dieses Verhaltens ist offenbar in dem wellenförmigen Ablauf der Erregung zu suchen. Dass ein solcher Ablauf auch bei indirecter Reizung stattfinde, war vorher nie ausdrücklich bewiesen worden, und wurde in Folge dessen von du Bois-Reymond bezweifelt [1]; alle früheren Untersuchungen über Fortschreiten der Erregung im Muskel waren nämlich, besonders um grössere Muskellängen zur Verfügung zu haben, mit directer Reizung angestellt worden (s. oben S. 53, 207). Erst durch meine eben mitgetheilten Versuche wurde der wellenförmige Ablauf der Erregung auch für indirecte Reizung bewiesen.

Indem nun die Erregung zuerst an der Nerveneintrittsstelle erscheint und von da nach beiden Muskelenden abläuft, muss sie an diesen später auftreten als in der Mitte der Faser, in deren Nähe im Allgemeinen die Nervenfaser einmündet. So entsteht nach dem S. 212 angeführten Satze zuerst ein atterminaler, dann ein abterminaler Actionsstrom. Dass letzterer schwächer ist als ersterer, rührt von der für directe Reizung schon von Bernstein (s. oben S. 209 f.) gefundenen Abnahme der Erregungswelle während ihres Ablaufs her; indem dieses „Decrement", wie ich es nenne, mit der abnehmenden Leistungsfähigkeit des Muskels, durch Ermüdung und Absterben, immer stärker wird, nimmt die abterminale Phase bis zum Verschwinden ab. Langt eine Erregungswelle an künstlichem Querschnitt an, so kann sie daselbst zu keiner electromotorischen Kraft Anlass geben, die abterminale Phase muss also dann wegfallen.

Die vorstehenden Versuche enthalten zugleich die Erklärung der Actionsströme unversehrter Muskeln beim Tetanisiren. In diesem

1 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 344, 356. (Ges. Abh. II. S. 568, 577.)

Fall muss der auftretende Actionsstrom der algebraischen Summe der Erregungen an beiden Ableitungsstellen entsprechen. Es wird also ein Actionsstrom auftreten müssen, der im Muskel gerichtet ist von der Ableitungsstelle, an welcher die Erregungswellen stärker sind, zu der an welcher sie schwächer anlangen. Bei indirecter Reizung wird also jede Muskelhälfte im Allgemeinen einen atterminalen Actionsstrom zeigen müssen, der vom Decrement der Erregungswelle herrührt. Ein solcher Strom ist aber in der That vorhanden (vgl. oben S. 205). Am Gastrocnemius ist aus dem oben bezeichneten Grunde auch bei Ableitung von beiden Enden der atterminale Strom der unteren Faserhälfte vorwiegend, d. h. ein absteigender Actionsstrom vorhanden. Ist das Ende mit künstlichem Querschnitt versehen, so ist der atterminale Strom natürlich besonders stark, weil die algebraische Summe gleich den vollem Betrag der abterminalen Phase ist.

Ob wirklich ein Decrement der Erregungswelle vorhanden sei, ist neuerdings Gegenstand der Controverse gewesen. Das Decrement ist zuerst von mir zur Erklärung der atterminalen Actionsströme beim Tetanus unversehrter Muskeln vermuthet, dann von Bernstein durch den oben S. 209 angeführten Versuch nachgewiesen worden. du Bois-Reymond bezweifelte dessen Beweiskraft, und stellte einen anderen, zuerst von mir angegebenen Versuch an [1]: Er tetanisirte einen curarisirten Muskel an einem Ende und leitete von zwei symmetrisch gerichteten Längsschnittspuncten ab; ist ein Decrement vorhanden, so muss ein von der dem Reiz näheren zur ferneren Längsschnittsstelle gerichteter Actionsstrom auftreten. Einen solchen giebt nun du Bois-Reymond nur für den ermüdeten und absterbenden Muskel zu, während ich ihn an jedem frisch präparirten Muskel finde.[2] Sollte also das Decrement auf einem abnormen Zustand des Muskels beruhen (was sich später wirklich gezeigt hat, s. unten), so besitzt jeder frisch ausgeschnittene Muskel schon diese Abnormität, und es steht also nichts im Wege, alle atterminalen tetanischen Actionsströme als decrementielle zu erklären.

Letztere Erklärung bestätigt sich aber weiter noch in folgenden wichtigen Thatsachen. Vor Allem fragt es sich, ob sich nicht der Sitz der electromotorischen Kraft der Actionsströme unversehrter Muskeln feststellen lässt. du Bois-Reymond verlegte denselben auf Grund einer weiter unten zu erörternden Theorie, an das „parelectronomische“ Faserende, während, wenn die Kraft im Decrement

1 Hermann, Untersuchungen III. S. 61. Anm. Berlin 1868; du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 364, 369. (Ges. Abh. II. S. 584, 588.)
2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 194. 1877.

ihre Ursache hat, dieselbe annähernd gleichmässig auf die ganze Länge der Faser vertheilt sein müsste. Letzteres ist nun, wie ich gezeigt habe, in der That der Fall.[1] Legt man einem regelmässig gebauten Muskel eine Zahl Ableitungsringe an, und bestimmt, indem man an einem Ende tetanisirt, die electromotorische Kraft des Actionsstroms zwischen je zwei Ableitungen, so findet man dieselbe annähernd proportional dem gegenseitigen Abstande derselben, und sonst ganz unabhängig von deren Lage; es ist namentlich gleichgültig, ob das Faserende in die abgeleitete Strecke hineinfällt oder nicht. Hieraus ergiebt sich unmittelbar, dass jeder von der Erregung durchlaufene Punct während des Tetanus Sitz einer electromotorischen Kraft ist, die der Verlaufsrichtung der Erregungswellen gleichgerichtet ist. Diese Kraft kann offenbar nur decrementieller Natur sein. Ganz das Gleiche fand ich bei indirecter Reizung. Allgemein ausgedrückt, ist hier die Kraft des Actionsstroms proportional der Differenz des Abstandes der Ableitungen vom „nervösen Aequator". So nenne ich denjenigen Querschnitt des Muskels, der die mittlere Lage aller Nerveneintrittsstellen darstellt. Der nervöse Aequator scheint meist dem sog. Hilus des Muskels sehr nahe zu liegen. Das natürliche Muskelende spielt für den Actionsstrom durchaus keine besondere Rolle, sondern verhält sich ganz wie ein Längsschnittspunct.

Ein weiterer Beweis dafür, dass alle Actionsströme unversehrter Muskeln vom Ablauf der Erregungswelle, resp. deren Decrement herzuleiten sind, liegt in der Thatsache, dass bei directer Totalreizung des unversehrten Muskels jeder Actionsstrom fehlt. Ich habe dies sowohl für Einzelreize als für Tetanus nachgewiesen. Ersteres geschah folgendermassen[2]: Durch einen von Mitte und einem Ende abgeleiteten, curarisirten Muskel wurde mittels eines Fall-Rheotoms (s. unten) ein Inductionsschlag geleitet, und unmittelbar darauf der Kreis der secundären Spirale geöffnet und der Boussolkreis vorübergehend geschlossen; unmittelbar darauf wurde derselbe Versuch, aber mit entgegengesetzter Richtung des erregenden Inductionsschlags wiederholt. Da der Inductionsschlag eine innere Polarisation des Muskels hinterlässt, so ist die halbe Differenz der Ablenkungen beider Versuche auf Polarisation, die halbe Summe auf Actionsstrom zu beziehen. Der letztere Betrag zeigt sich nun sehr gering und von unregelmässiger Richtung. Wird jetzt das Muskelende in künstlichen Querschnitt verwandelt, so ergiebt der Versuch regelmässig einen kräftigen atterminalen Actionsstrom, d. h. eine nega-

1 Hermann, a. a. O. S. 217, 227, 229.
2 Derselbe, a. a. O. S. 204.

tive Schwankung des jetzt vorhandenen (vorher compensirten) Ruhestroms, obgleich der Muskel durch die Verletzung an Erregbarkeit sichtlich verloren hat. Die unregelmässigen Wirkungen am unversehrten Muskel rühren ohne Zweifel theils von geringen latenten Verletzungen, theils davon her, dass die directe Totalreizung wellenförmigen Erregungsablauf nicht vollkommen auszuschliessen vermag.

Das Fall-Rheotom[1] besteht aus zwei 1,5 Meter hohen eisernen Schienen, zwischen deren geglätteten Innenflächen ein schwerer Messingkörper herabgleitet und unten eingefangen wird (*F* in Fig. 44). Während des Falles schliesst er den Boussolkreis[2], indem er den Hebel *X* erfasst und auf das Messingstück *q* vorreibt; bald darauf öffnet er den Boussolkreis, indem er den Hebel *O* von seiner Contactspitze hinabwirft. Das Intervall zwischen beiden Acten kann genau regulirt werden, indem *Xpq* längs der Rheotombahn verschiebbar ist. Vor Schluss des Boussolkreises erfasst der Fallkörper den Hebel *acb* des Reizschiebers *E*, und schiebt ihn über die Platinplatte *d* hinüber, wodurch der primäre Reizstrom rasch hintereinander geschlossen und geöffnet wird (soll nur ein Oeffnungsinductionsschlag benutzt werden, so wird *b* in der Ruhe auf *d* gestellt). Das Verhältniss des Reizmoments zum Boussolschluss wird durch Verschiebung des Reizschiebers *E* längs der Rheotombahn regulirt. Die Figur zeigt ferner, dass der Kreis der secundären Spirale *S* zwischen Reizmoment und Boussolschluss geöffnet wird, durch Vorreibung des Hebels *X* von *p* auf *q*. Die weniger wesentlichen Theile der Versuchsanordnung (Compensationsvorrichtung etc.) sind in der Figur besserer Uebersicht halber fortgelassen.

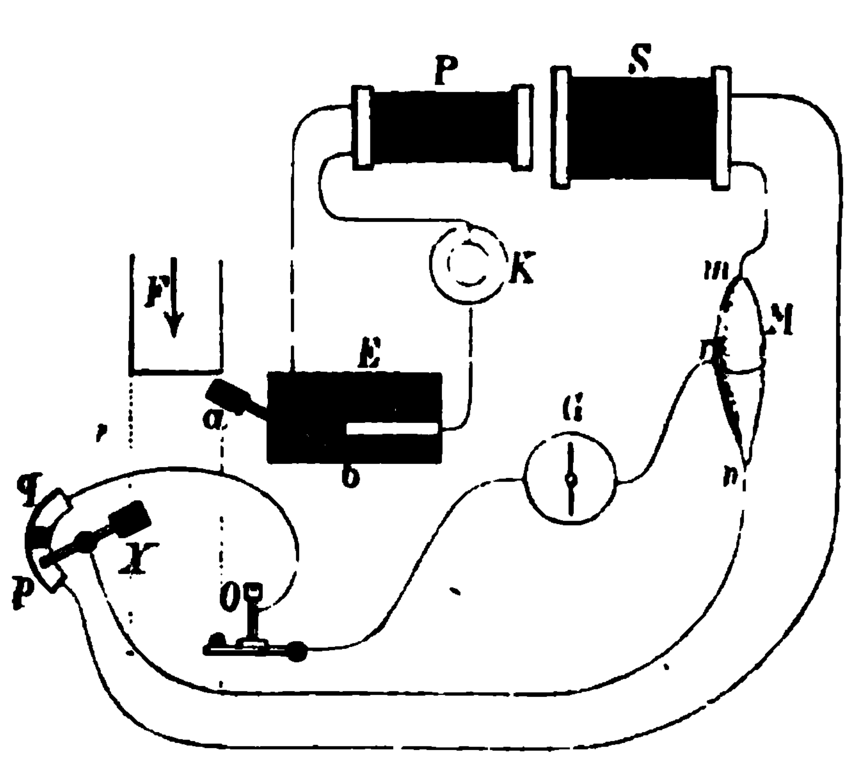


Fig. 44. Schema des Versuchs am Fall-Rheotom über Actionsströme bei directer Totalreizung.

Viel schöner noch gelingt der Versuch mit Tetanisirung.[3] Mittels eines rotirenden Commutators[4] wurde der Muskel in rascher Abwechselung in den Kreis der secundären Spirale eines tetanisirend spielenden Magnetelectromotors und in den Boussolkreis eingeschaltet. Es zeigten sich am unversehrten Muskel nur spurweise unregelmässige

---

1 Die vollständige Abbildung und Beschreibung s. im Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 194, 219, 234, und Tafel II.; XVI. S. 204. 1877.

2 Die Boussole ist für die schwachen Momentanströme zur Erhöhung der Empfindlichkeit ungedämpft und mit Hülfsrollen versehen (vgl. oben S. 182).

3 Hermann, a. a. O. S. 212.

4 Derselbe ist von J. J. Müller construirt und schliesst ähnlich wie das Differentialrheotom die Kreise durch Spitzen und Quecksilbernäpfchen.

Wirkungen, dagegen nach Anlegung künstlichen Querschnitts kräftige und ausnahmslose negative Schwankung.

So ist denn über allen Zweifel festgestellt, dass alle Actionsströme einfach darauf beruhen, dass die in Erregung begriffenen Faserabschnitte sich gegen ruhende oder schwächer erregte negativ verhalten, und die Actionsströme lassen sich nunmehr in folgende Categorien bringen:

1. Phasische Actionsströme; sie beruhen darauf, dass (bei Einzelreizen) beide Ableitungsstellen sich in verschiedener Phase der Erregung befinden. Sie sind am unversehrten Muskel stets doppelsinnig, ausser wenn die Ableitungsstellen zur Reizstelle oder zum nervösen Aequator symmetrisch liegen (in welchem Falle kein Actionsstrom auftritt). Die erste Phase ist von der Reizstelle weg, die zweite zu ihr hin gerichtet, bei indirecter Reizung also die erste abnerval und atterminal, die zweite adnerval und abterminal. Im ausgeschnittenen Muskel ist die zweite Phase schwächer als die erste. Liegt die eine Ableitungsstelle an einem künstlichen Querschnitt, so fällt die ihr entsprechende Phase aus.

2. Tetanische, decrementielle Actionsströme. Sie beruhen auf dem Decrement der Erregungswelle bei ihrem Ablauf (im ausgeschnittenen Muskel), und sind von der der Reizstelle, resp. dem nervösen Aequator, näheren zur entfernteren Ableitungsstelle gerichtet. Wenn eine Ableitung an künstlichem Querschnitt liegt, so ist der tetanische Actionsstrom durch den Wegfall der entsprechenden Phasen in eine blosse negative Schwankung des Ruhestroms verwandelt. Die Actionsströme bei künstlichem Querschnitt habe ich, aus theoretischen Gründen (s. unten), als „ausgleichende“ bezeichnet.

3. An ganz unversehrten und total gereizten Muskeln, wo alle Phasenunterschiede und Decremente fortfallen, findet kein Actionsstrom statt.

4. An theilweise verletzten Muskeln ergiebt sich der Actionsstrom, wenn jede Faser, sowohl die verletzten als die unversehrten, für sich betrachtet, und die resultirende Wirkung aufgesucht wird.

Hier ist der geeignete Ort, um über die Ruhe- und Actionsströme einiger Muskeln von complicirterem Bau das Nöthige anzuführen, vor Allem des Gastrocnemius. Den Bau dieses Muskels veranschaulichen die schematischen Zeichnungen in Fig. 45, nach du Bois-Reymond[1], welche den Muskel, *A* von aussen, *B* von hinten, *C* von vorn, *D* im sagittalen Längsschnitt und *E* im Querschnitt (*i* innere, *e* äussere Seite) darstellt. Die beiden oberen Sehnen (*k* obere Hauptsehne, *n* obere

1 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 529. (Ges. Abh. II. S. 69.)

Nebensehne, gehen in eine den Muskel sagittal fast ganz durchsetzende scheidewandartige Aponeurose *k* über[1], während die Achillessehne *A*

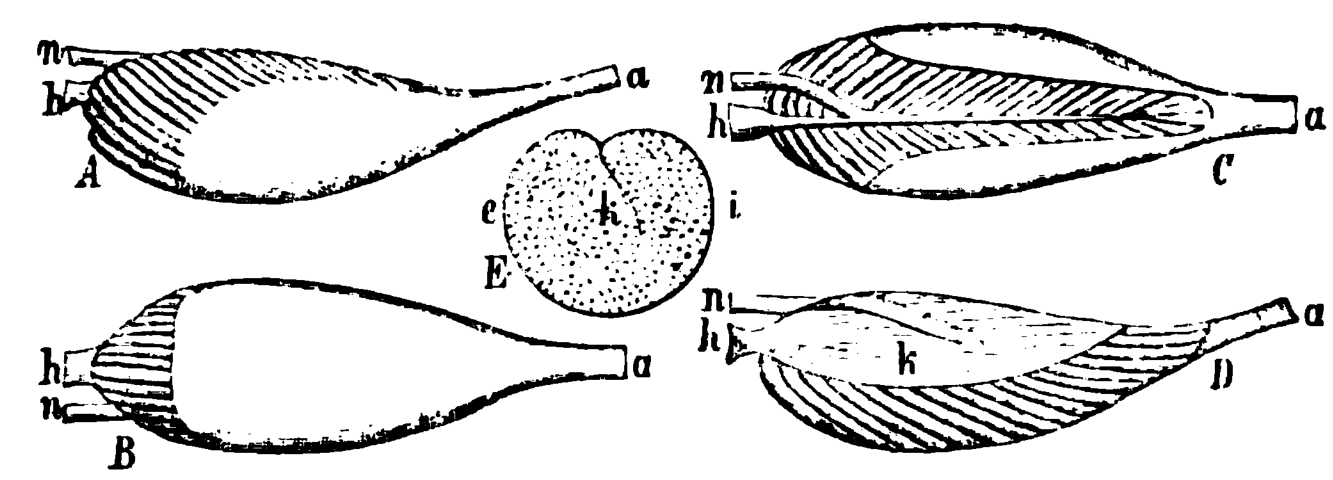



Fig. 45. (S. 217.) Gastrocnemius des Frosches, in schematischer Darstellung nach du Bois-Reymond.

in eine an der Wadenfläche sichtbare, diese fast ganz bekleidende Aponeurose übergeht. Die kurzen Fleischfasern verlaufen, wie die Figuren zeigen, fast sämmtlich schräg zwischen beiden Aponeurosen (Genaueres s. a. a. O.). Der im unversehrten Zustande wie alle andern stromlose Muskel zeigt gewöhnlich zwischen Achillessehne und Fleisch oder oberen Sehnen einen aufsteigenden Strom wegen unmerklicher Anätzungen des unteren Sehnenspiegels; dieser Strom ist wegen des schrägen Faseransatzes (vgl. die Figuren) ein Neigungsstrom.[2] Die besser geschützten oberen Faseransätze kann man durch Einschneiden und Einführen von Aetzmitteln in die Fuge der oberen Sehne und längs der Scheidewand mit künstlichen Querschnitten versehen und so den Muskel absteigend wirksam machen, oder die Kraft der unteren Aetzfläche compensiren; auch bei starkem Dehnen reissen die Fasern meist am oberen Ende, an der Scheidewand.[3] Aetzt man am Achillesspiegel nur kleine Stücke (mit angesäuerten Fliesspapierscheibchen oder mit glühendem Draht), so ist die entwickelnde Wirkung cet. pat. unten grösser als höher oben, weil die nebenschliessende Masse des Muskels unten dünner ist.[4] Wird die ganze Oberfläche des Muskels angeätzt, so macht dies starken aufsteigenden Strom, aus dem oben S. 201 angegebenen Grunde. Die obere Sehne des Gastrocnemius leitet, wegen ihrer eigenthümlichen Lage, nicht bloss von den oberen Faserinsertionen, sondern durch diese hindurch auch von den Längsschnitten des grössten Theils der Fasern ab.

Der phasische Actionsstrom des unversehrten Gastrocnemius gestaltet sich natürlich je nach der Ableitung verschieden. Bei Ableitung von beiden Hauptsehnen (s. oben S. 210) ist die erste Phase absteigend, weil die obere Sehne zugleich von den Längsschnitten ableitet, an denen die Erregung früher und wegen des Decrements stärker auftritt als an den

1 Beim Einschneiden der Achillessehne glückt es häufig den Muskel in zwei von den Blättern dieser Aponeurose begrenzte Hälften zu zerreissen.

2 Faltung der Aponeurose schwächt denselben, deshalb bewirkt Ausspannen des Muskels häufig Zunahme der aufsteigenden Kraft; vgl. du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1867. S. 581. (Ges. Abh. II. S. 305.)

3 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 612; 1871. S. 562. (Ges. Abh. II. S. 135, 365.)

4 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1871. S. 564; 1876. S. 133. (Ges. Abh. II. S. 367, 540.)

unteren Enden, wo bei der geringsten Verletzung ausserdem die entsprechende (aufsteigende) Phase geschwächt wird (bei Anätzung des ganzen Achillesspiegels fällt letztere natürlich ganz fort). Aus gleichem Grunde ist (bei Ableitung von Mitte und oberem Ende des unversehrten Muskels) der doppelsinnige Actionsstrom der oberen Hälfte schwächer als der der unteren, da zwischen reiner Längsschnittableitung und oberer Sehnenableitung kein grosser Unterschied ist. Im Tetanus ist, wiederum aus gleichem Grunde, der decrementielle Actionsstrom zwischen beiden Hauptsehnen fast ebenso stark absteigend als zwischen Mitte und unterer Sehne. Die decrementiell absteigend wirkenden unteren Faserenden summiren, wegen ihrer dachziegelförmigen Ueberragung ihre Wirkungen zu einem kräftigen absteigenden Neigungsstrom.[1] Die Einmischung künstlicher Verletzungen lässt sich ebenfalls leicht erklären.

Einigermassen ähnliche Verhältnisse wie der Gastrocnemius bietet der Triceps femoris dar. Jedoch kann auf ihn, sowie auf die Muskeln mit schräger Inscriptio, wie der Gracilis, hier nicht näher eingegangen werden.[2]

Auch beim Tetanisiren zeigen unregelmässige Muskeln, wie der Gastrocnemius, unter Umständen doppelsinnige Actionsströme, welche sich dadurch erklären lassen, dass das Decrement im Verlaufe der Reizung anfangs in der einen, später in der andern Muskelhälfte überwiegt, wofür der speciellere Grund sich in den seltensten Fällen ermitteln lassen wird.[3]

Der zeitliche Verlauf und die Nachwirkung der tetanischen, decrementiellen Actionsströme erklärt sich aus dem Umstande, dass die Fortleitung der Erregung und das prompte Schwinden derselben durch Ermüdung beeinträchtigt wird, so dass bei den höchsten Graden die Erregung gradezu wie die idiomusculäre Contraction (S. 45 f.) stehen bleibt.[4] So kommt es, dass der Tetanus um so stärkere Nachwirkung hinterlässt, je länger er fortgesetzt worden ist, und dass es vorkommen kann, dass beim Aufhören der Reizung der Magnet überhaupt nicht mehr zurückkehrt. Die Abnahme des decrementiellen Actionsstroms während der Reizung selbst erklärt sich aus der abnehmenden Leistungsfähigkeit des Muskels, durch welche der Wellenberg an der primären Erregungsstelle allmählich verstreicht. Die stockende Entwicklung des decrementiellen Actionsstroms kann ebenfalls darauf zurückgeführt werden, dass das Decrement während des Tetanisirens zunimmt, und der Actionsstrom auf dem Kampfe der Wirkungen beider Ableitungsstellen beruht. So erklärt sich auch, dass die Entwicklung nicht stockend ist, wenn die eine Ableitungsstelle an künstlichem Querschnitt liegt. Endlich ist der Muskel mit künstlichem Querschnitt absolut weniger erregbar, so dass er, obgleich sein Actionsstrom (weil die Subtraction der einen Ableitung wegfällt) grösser ist, doch geringere Nachwirkung zeigt. Alle Umstände hier vollständig zu übersehen, wird schwerlich ohne neue Untersuchung der Absterbeer-

1 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 238 ff. 1877.

2 Vgl. hierüber du Bois-Reymond und Hermann an den zuletzt angegebenen Stellen.

3 Vgl. an den angeführten Stellen.

4 Ueber das electromotorische Verhalten des idiomusculären Wulstes s. unten.

scheinungen möglich sein. Vgl. auch unten, bei der Theorie des Muskelstroms.

Ueber das Verhalten der Actionsströme im normalen Organismus s. den folgenden Paragraphen. Die Actionsströme des Herzens, welche nach neueren Untersuchungen[1] ebenfalls vollständig darauf zurückgeführt werden können, dass negative Erregungswellen über das Herz ablaufen, werden bei der Herzphysiologie abgehandelt.

Das Verhältniss der Grösse der negativen Schwankung und des Actionsstroms zur Intensität der Reizung und zu den übrigen Variablen der Muskelcontraction ist noch wenig untersucht. Dass im Allgemeinen die galvanischen Erregungserscheinungen wie die übrigen mit der Reizintensität zunehmen, und schliesslich ein Maximum erreichen, dass sie ferner beim Absterben und bei der Ermüdung abnehmen (bei ersterem nehmen sie nach Lamansky anfangs zu), ist eine alltägliche Erfahrung. Harless[2] sah ferner die Schwankung mit der Hubhöhe zunehmen, und Lamansky[3] fand, dass der Actionsstrom des Gastrocnemius mit der Belastung des Muskels wächst; letztere Erfahrung würde, wenn sie sich auch an einfacheren Muskeln bestätigt, sich am nächsten dem oben S. 160 f. besprochenen Heidenhain'schen Resultate anschliessen.[4]

Anhang zur Lehre von den Actionsströmen. Czermak[5] beobachtete zuerst, dass wenn man den Nerven eines stromprüfenden Froschschenkels auf einen Muskel mit idiomusculärem Wulst fallen lässt, so dass er den Wulst und einen Längsschnittspunct berührt, eine Zuckung eintritt. Diese mehrfach bestätigte Beobachtung[6] beruht darauf, dass der in idiomusculärer Contraction begriffene Fasertheil sich negativ verhält gegen den Rest, sich also wie ein tetanisirter oder wie ein abgestorbener Antheil verhält; nach dem Schwinden des Wulstes hört die Negativität auf; es würde lohnend sein zu untersuchen ob die Contraction oder der Strom früher schwindet. Dass beim Aufliegen kein secundärer Tetanus entsteht, beweist nach dem S. 48 Gesagten noch Nichts dafür, dass der Strom ein constanter ist, obgleich letzteres nach der Natur der idiomusculären Contraction das Wahrscheinlichste ist.

1 Die wichtigste Literatur ist: Kölliker & H. Müller, Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg VI. S. 528. 1856; Marchand, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 511. 1877; XVII. S. 137. 1878; Engelmann, ebendaselbst XVII. S. 68. 1878.

2 Harless, gel. Anz. d. bayr. Acad. XXXVII. S. 267. 1853.

3 Lamansky, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 193. 1870.

4 Die Angabe Lamansky's, dass Ueberlastung den Actionsstrom nicht steigert, führt du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 379 (Ges. Abh. II. S. 596) auf den Verdacht, dass die Zunahme bei Belastung von der Verschlechterung der inneren Nebenschliessung durch die Dehnung herrühre, wobei vorausgesetzt wird, dass der Sitz der electromotorischen Kraft der Sehnenspiegel sei.

5 Czermak, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 1857; abgedruckt in Molesch. Unters. V. S. 141. 1858.

6 Vgl. z. B. Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 614; Harless, Ztschr. f. rat. Med. (3) XIV. S. 117. 1862.

## V. Galvanische Muskelwirkungen am lebenden Menschen.

Zu der Zeit als man dem völlig unversehrten Muskel einen Ruhestrom zuschrieb, musste man denselben natürlich auch am lebenden Menschen voraussetzen, nachdem sich, wie zu erwarten war, die Gesetze quer durchschnittener Muskeln an amputirten menschlichen Gliedern bestätigt hatten.[1] Allein der Nachweis am unversehrten Menschen hatte mit ähnlichen Schwierigkeiten zu kämpfen wie am Frosche (s. oben S. 198). Zu den Schwierigkeiten, welche die electromotorischen Wirkungen der Haut selbst, welche etwa der der Froschhaut vergleichbar sind, darbieten, und die sich nicht wie dort durch experimentellen Eingriff eliminiren lassen, kommt hier noch der grosse Leitungswiderstand der Haut, die Einflüsse von Temperaturungleichheiten und vieles Andere. So sehr sich du Bois-Reymond bemühte, in diesem Gewirr durch eine mit beispielloser Ausdauer durchgeführte Reihe von Untersuchungen Licht zu schaffen[2], gelang es ihm doch nicht, einen ruhenden Muskelstrom nachzuweisen, obgleich er sein Dasein nicht bezweifelte. Beim jetzigen Standpunct unsrer Kenntnisse haben wir umgekehrt keinen Anlass, das letztere zu vermuthen.

Glücklicher schienen du Bois-Reymond's Bemühungen, von willkürlich contrahirten Muskeln Actionsströme, oder wie er es ausdrückte, negative Schwankungen der vermeintlichen Ruheströme, zu erhalten.[3] Taucht man nämlich, um gleich die wirksamste Form des Versuches anzuführen, entweder beide Füsse, oder je einen oder mehrere Finger beider Hände in die Zuleitungsgefässe des Galvanometers, so ist wegen der symmetrischen Ableitung kein oder nur ein schwacher Ruhestrom vorhanden, der nöthigenfalls compensirt wird. Werden nunmehr die Muskeln des einen Beins, resp. Arms kräftig willkürlich angespannt, wobei durch passende Vorrichtungen Bewegung der abgeleiteten Flächen selbst zu vermeiden ist, so entsteht ein im angestrengten Gliede aufsteigender Strom, der den willkürlichen Tetanus ziemlich lange überdauert, und der keinen secundären Tetanus liefert.

Diesen Strom schrieb du Bois-Reymond in der angeführten Weise den tetanisirten Muskeln zu. Seine lange Nachwirkung konnte allenfalls der des ausgeschnittenen tetanisirten Gastrocnemius an die Seite gestellt werden (s. oben S. 206); sein Unvermögen secundären Tetanus zu erzeugen konnte theils von der Schwäche der Ströme, theils davon

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 523. 1848.
2 du Bois-Reymond, a. a. O. II. 2. S. 186 ff. 1859.
3 du Bois-Reymond, a. a. O. II. 2. S. 276 ff.

herrühren, dass beim willkürlichen Tetanisiren die Erregungen der einzelnen Muskeln und Muskelfasern zeitlich nicht so coincidiren wie beim künstlichen. Diejenigen, welchen der Versuch nicht gelang[1], arbeiteten meist mit unzureichenden Vorrichtungen oder machten sonstige Fehler. Zuweilen erwies sich kettenartige Verbindung einer Reihe von Personen, welche sich die Hände reichten, und auf Commando den gleichnamigen Arm contrahirten, für das Gelingen nützlich. Allein Einigen misslang der Versuch, ohne dass man Mängel im Verfahren behaupten kann. — Der du Bois'schen Deutung des Versuchs wurden hauptsächlich folgende Einwände gemacht. Erstens, nach Analogie des Froschschenkels hätte der Actionsstrom absteigend statt aufsteigend erwartet werden müssen; hiergegen wies du Bois-Reymond nach, dass z. B. am Kaninchenunterschenkel der Ruhestrom absteigend, seine negative Schwankung aufsteigend sei[2], wie denn überhaupt nach dem oben Gesagten die Richtung des Actionsstroms eines vielmuskeligen Gliedes sich, ganz unabhängig von Existenz und Richtung eines Ruhestroms, gar nicht voraussagen lässt. Zweitens wurde eingewendet, der Strom könne thermoelectrischen Ursprungs sein; auch diesen Einwand vermochte du Bois-Reymond zu beseitigen. Endlich wurde, besonders von Becquerel Vater[3], die Möglichkeit betont, dass der Strom von einer durch die Anstrengung bewirkten secretorischen Veränderung der Haut herrühren könnte. Diesen Einwand glaubte du Bois-Reymond dadurch widerlegt zu haben, dass er die eine Hand durch Einhüllen in Guttapercha in Schweiss versetzte, und nachher beide Hände in die Zuleitungsgefässe tauchte; allein die schweissbedeckte Hand verhielt sich positiv statt negativ gegen die andere. Auch gelang der Willkürversuch, als die Ableitungsstellen durch Blasenpflaster ihrer Epidermis beraubt waren.[4] Gewisse Versuche beseitigten auch die Möglichkeit, dass der Strom von Blutcongestion im angestrengten Gliede herrührten.

Nachdem ich selber bis zum Jahre 1877 an der du Bois'schen Deutung des Versuchs nicht gezweifelt, sondern den aufsteigenden Strom als die Resultirende der decrementiellen Actionsströme betrachtet hatte, wurde ich durch meine Untersuchungen über den Actionsstrom auf eine erneute Prüfung dieser Deutung geführt[5], indem sich die Frage einstellte, ob wirklich im ganz normalen Muskel

1 Vgl. die Zusammenstellung bei du Bois-Reymond, a. a. O. II. 2. S. 308 ff.
2 du Bois-Reymond, a. a. O. II. 2. S. 336 ff.
3 In dem Bericht der Commission der Pariser Academie: Comptes rendus XXXI. p. 38. 1850; deutsch im Arch. f. physiol. Heilk. 1850. S. 663.
4 du Bois-Reymond, a. a. O. II. 2. S. 358, 364.
5 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 256. 1877.

ein Decrement der Erregungswelle stattfinde. Ich versuchte vor Allem, den Strom bei der günstigsten Ableitung bestimmter Muskelgruppen darzustellen, und legte dazu eigenthümliche Seilelectroden[1] entweder um das Handgelenk und das dicke Fleisch des Vorderarms, oder um das Kniegelenk und die Mitte des Oberschenkels; in beiden Fällen hätte bei willkürlicher Anstrengung offenbar ein absteigender Actionsstrom auftreten müssen. Statt dessen zeigten sich Ströme von ganz wechselnder Richtung. Immer noch glaubte ich, dass nur die complicirten Wirkungen der Haut den Actionsstrom verunreinigten und überdeckten. Ferner fand ich, dass das Unvermögen secundären Tetanus zu geben, nicht auf der Grösse der Widerstände beruhen konnte; denn wenn in den Kreis der nach dem du Bois'schen Verfahren abgeleiteten Arme ausser dem Nerven des stromprüfenden Schenkels noch ein Frosch-Gastrocnemius eingeschaltet wurde, so gab dieser, beim Tetanisiren vom Nerven aus, secundären Tetanus, die willkürliche Anstrengung des Arms aber nicht. Auch gab die in der oben bezeichneten günstigen Weise abgeleitete Muskelgruppe des Vorderarms oder Oberschenkels nicht, wie ich erwartete, secundären Tetanus (vgl. auch unten).

Diese Thatsachen hätten noch immer die du Bois'sche Deutung nicht ganz umgestossen. Allein später gelang es mir, die Actionsströme des menschlichen Vorderarms mit vollster Sicherheit darzustellen, und hierdurch nicht allein die erste zweifellose galvanische Wirkung menschlicher Muskeln zu gewinnen, sondern auch die Frage des du Bois'schen Willkürversuchs vollständig zu erledigen.

So unmöglich es ist, constante Wirkungen der unenthäuteten Muskeln aus den concurrirenden Hautwirkungen herauszuerkennen, so leicht ist dies mit den phasischen Actionsströmen.[2] Mit dem repetirenden Rheotom wurde der menschliche Arm durch zwei an den Plexus brachialis unter der Achselhöhle angelegte Ballenelectroden gereizt, und an der Mitte des Vorderarms und etwas über dem Handgelenk mit ringförmigen Seilelectroden abgeleitet. Stets zeigte sich ein doppelsinniger Actionsstrom, zuerst atterminal (absteigend), dann abterminal (aufsteigend). Abweichend vom ausgeschnittenen Froschmuskel zeigte sich die zweite Phase ebenso stark

---

1 Eine solche ist in Fig. 46 abgebildet. Das kurze Ende des mit Zinklösung gefüllten Glasrohrs *g* ist verstöpselt, und enthält den amalgamirten Zinkdraht *z*. In das lange Ende ist das Seil *s* eingelassen und befestigt, durch dessen Schlinge das lange Seil *s'* hindurchgezogen ist; letzteres wird um Arm, resp. Schenkel geschlungen. Die Seile sind alt und aufgefasert, und mit Zinklösung getränkt, in welcher die Electroden stets aufbewahrt werden.

2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 410. 1877.

wie die erste; auch nahm sie mit der Zeit weder an Intensität ab, noch schob sie sich zeitlich hinaus. Im ganz normalen Muskel ist also kein Decrement der Erregungswelle vorhanden; das Decrement ist eine Folge von Ermüdung oder Absterben. Wurde vom oberen Ende des Vorderarms abgeleitet, so zeigte sich wiederum zuerst atterminale (aufsteigende), dann abterminale (absteigende) Phase. Der nervöse Aequator liegt etwa an der Grenze zwischen oberem und mittlerem Drittel des Vorderarms.

Den angeführten Versuch am menschlichen Arm stellt die ohne Weiteres verständliche Figur 46 dar. 1 ist die atterminale, 2 die abterminale Phase beider Vorderarmenden.

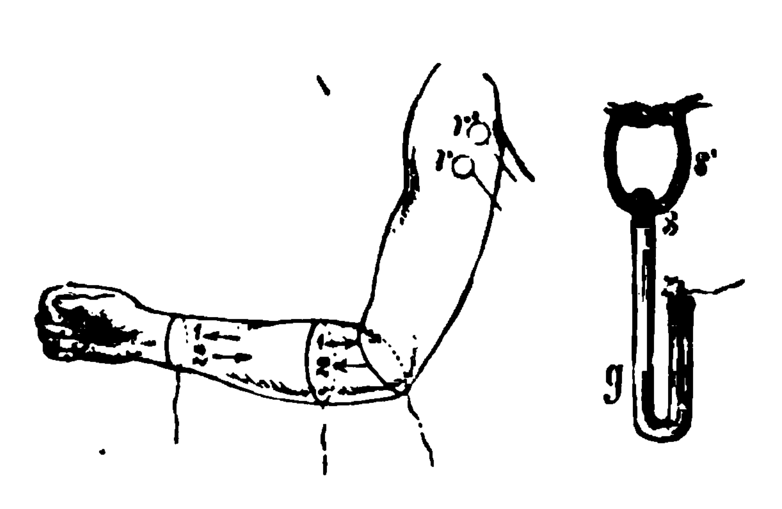


Fig. 46. Doppelsinnige phasische Actionsströme am menschlichen Vorderarm. Rechts eine Seil-Electrode (S. 223).

Diese Versuche boten zugleich zum ersten Male eine Gelegenheit, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im normalen menschlichen Muskel zu messen. Dieselbe liegt zwischen 10 und 13 Met. p. sec. (vgl. oben S. 56).

Es fragte sich nun, ob vielleicht heftige, ermüdende Reizung ein Decrement verursache. Tetanisiren des Plexus brachialis bewirkte gewöhnlich zuerst einen aufsteigenden Strom in der unteren Vorderarmhälfte, dessen Ursache sogleich sich ergeben wird. Bei sehr heftiger Reizung aber kommt wirklich endlich ein absteigender decrementieller Actionsstrom zum Durchbruch.

Hiermit war die Deutung des du Bois'schen Willkürversuchs aufs Aeusserste erschüttert. Da willkürlicher Tetanus sicher nicht einen decrementiellen Actionsstrom hervorbringen kann, kann jener aufsteigende Strom, abgesehen von allen anderen angeführten Bedenken, kein musculärer Actionsstrom sein. Die wirkliche Bedeutung dieses Stromes aber fand ich auf einem ganz anderen Wege.

Durch Untersuchungen, welche in der Secretionslehre näher mitgetheilt werden, fand ich, dass die Froschhaut bei Reizung ihrer Nerven im Wesentlichen einen von aussen nach innen gerichteten Secretionsstrom giebt.[1] Einen ähnlichen Strom vermuthete ich auch in der Haut der Warmblüter und des Menschen, und fand ihn in der That in Versuchen, die ich in Gemeinschaft mit Luchsinger anstellte.[2] Curarisirte Katzen, deren beide Pfoten zur Boussole abgeleitet sind, zeigen bei Reizung eines Ischiadicus, gleichzeitig mit

1 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVII. S. 291. 1878.
2 Hermann & Luchsinger, a. a. O. XVII. S. 310; XVIII. S. 470. 1878.

Schwitzen der betr. Pfote, einen im gereizten Bein aufsteigenden, kräftigen Strom; nach Vergiftung mit Atropin bleibt sowohl das Schwitzen als der Secretionsstrom aus (Näheres s. in der Secretionslehre).

Sowohl bei den oben angeführten Reizversuchen am Arm, als bei der willkürlichen Anstrengung, findet deutliche Hautsecretion an der Hand statt. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass der du Bois'sche Strom in der That, wie schon Becquerel, wenn auch ohne jeden weiteren Anhalt, vermuthete, nichts Anderes ist, als der Secretionsstrom der Hand, resp. des Fusses auf der gereizten Seite. Ein curarisirter Mensch würde den du Bois'schen Strom trotz Ausbleibens der Muskelcontraction zeigen, bei einem atropinisirten würde er trotz Muskelcontraction fehlen. Eine vorher mit Schweiss bedeckte Hand braucht den Strom nicht zu zeigen (s. oben), da derselbe mit dem Secretionsprocess selbst verbunden ist; ebensowenig braucht ihn Mangel der Epidermis zu beseitigen. Nunmehr ist auch klar, weshalb der Strom keinen secundären Tetanus giebt, warum er eine auffallend lange Nachwirkung hat, warum er an manchen Personen fehlt, und warum er nur bei Ableitung von schwitzfähigen Theilen auftritt. Da die Hautsecretion gegen die Hand zunimmt, ist auch der beim Tetanisiren des Plexus brachialis vorhandene aufsteigende Armstrom, der den decrementiellen Actionsstrom verdeckt, verständlich.

Das Hauptresultat des phasischen Versuchs am lebenden Menschen ist jedenfalls der Mangel des Decrements im Normalzustande. Da auch der Ruhestrom fehlt, so sind im ganz unversehrten Organismus überhaupt keine andern Muskelströme vorhanden, als die durch Ablauf der Erregungswellen bedingten phasischen, deren Wirkung nach aussen hin aber bei jeder permanenten Ableitung gleich Null ist. Bemerkenswerth ist ferner, dass die Actionsströme des durch natürlichen Reiz contrahirten Muskels auch beim Menschen keinen secundären Tetanus geben (vgl. oben S. 221, 223). Strenggenommen sind übrigens die Actionsströme bei natürlicher Contraction noch gar nicht nachgewiesen. Auch mit dem Rheotom (bei 19,5 Umdr. p. sec.) wird dies schwerlich gelingen, da man die Phase der spinalen Erregungen nicht in der Hand hat. Sind solche Actionsströme vorhanden, woran zu zweifeln vor der Hand kein rechter Grund ist, so genügt der Umstand, dass sie abwechselnde Richtung haben noch nicht zur Erklärung ihrer Wirkungslosigkeit auf das physiologische Rheoscop (und das Telephon, vgl. d. S. 204 cit. Arbeit), sondern man müsste wohl annehmen, dass die Reize in den einzelnen Muskelfasern nicht gleich-

zeitig anlangen, sondern ihr Eintreffen sich über die ganze Periode vertheilt.

## VI. Theorie der galvanischen Erscheinungen am Muskel.

### *1. Allgemeine Bemerkungen.*

Die galvanischen Erscheinungen am Muskel sind bis hierher ohne jede theoretische Erörterung dargestellt worden, obwohl thatsächlich die Ermittelung derselben vielfach an theoretische Betrachtungen angeknüpft hat, und mit deren Entwicklung, Discussion und Berichtigung verknüpft war. Es folgt nun eine möglichst kurze Darstellung der Theorien der Muskelströme.

Ein jeder stationär durchströmte Leiter[1], seien ihm Ströme von aussen zugeleitet oder enthalte er selber electromotorische Kräfte, zeigt eine Vertheilung electrischer Spannungen oder Potentiale ($V$), welche folgenden Bedingungen unterliegt: 1. Im Inneren eines homogenen Leiters gilt die Gleichung

$$\frac{d^2V}{dx^2} + \frac{d^2V}{dy^2} + \frac{d^2V}{dz^2} = 0,$$

wenn $V$ als Function der Coordinaten $x, y, z$ jedes Punctes betrachtet wird. Aus dieser Gleichung, sowie aus gewissen Grenzbedingungen (s. unten) ergiebt sich die Spannungsvertheilung. Verbindet man alle Puncte welche eine bestimmte Spannung, z. B. $+ V^1$ haben, so erhält man eine sog. **Spannungsfläche** (Niveaufläche, Potentialfläche, isoelectrische Fläche), und der ganze Körper ist von einem System solcher Flächen erfüllt. Die positive Electricität bewegt sich stets von positiveren zu negativeren Potentialflächen, und zwar auf den Linien, in welchen das „Gefälle" zwischen den Potentialwerthen je zweier benachbarter Flächen am steilsten ist. Diese Linien grössten Gefälles, oder **Strömungscurven**, gehen nothwendig senkrecht durch die Potentialflächen hindurch. 2. An der Grenzfläche zweier Leiter vom Leitungsvermögen $k$ und $k_1$ gilt, wenn $n$ die als Abscissenaxe betrachtete Normale zur Grenzfläche darstellt, die Gleichung

$$k\frac{dV}{dn} + k_1\frac{dV_1}{dn} = 0,$$

woraus sich zugleich ableiten lässt, dass die Strömungscurven an einer solchen Grenzfläche gebrochen erscheinen (die Tangenten der Winkel mit der Normale verhalten sich umgekehrt wie die Leitungsvermögen). 3. An der Oberfläche des isolirten Leiters (ebenso an der Grenzoberfläche gegen nicht leitende Einschlüsse) ist, da $k_1 = 0$,

$$\frac{dV}{dn} = 0,$$

d. h. die Spannungsflächen müssen wo sie die Oberfläche erreichen zu ihr

---

1 Vgl. über die Ausbreitung der Ströme in Leitern: KIRCHHOFF, Ann. d. Physik LXIV. S. 497. 1845; LXVII. S. 344. 1846; SMAASEN, ebendaselbst LXIX. S. 161. 1846; LXX. S. 435. 1847; DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen I. S. 569. 1848; HELMHOLTZ, Ann. d. Physik LXXXIX. S. 211, 353. 1853; WIEDEMANN, Die Lehre vom Galvanismus. 2. Aufl. I. S. 173. Braunschweig 1872.

senkrecht stehen, also die Oberfläche ein System von Strömungscurven enthalten.[1] 4. Electromotorische Flächen sind solche, an welchen der Potentialwerth einen Sprung macht; die Differenz der angrenzenden Werthe, $V_2 - V_1 = E$, ist die electromotorische Kraft der Fläche. Jede electromotorische Fläche muss also nothwendig zugleich Spannungsfläche sein, soweit sie gleiche el. Kraft besitzt. 5. Die Electrodenstellen eines von aussen zugeführten Stromes können, wenn sie punctförmig sind oder Spannungsflächen bilden, wie electromotorische Flächen behandelt werden. 6. Die Schnittlinien der Spannungsflächen mit der Oberfläche oder einem Durchschnitt des Körpers nennt man Spannungscurven. Eine einzelne electromotorische Fläche im Inneren verleiht der Oberfläche eine bestimmte Spannungsvertheilung; sind mehrere electromotorische Flächen im Innern vorhanden, so ist die Spannung jedes Oberflächenpunctes die algebraische Summe der Spannungen, welche ihm jede electromotorische Fläche für sich genommen verleiht. Für einen an zwei Oberflächenpuncte angelegten ableitenden Bogen lässt sich die Wirkung des Körpers ersetzen durch einen Bogen von der der Spannungsdifferenz der beiden Fusspuncte gleichen electromotorischen Kraft und einem bestimmten Widerstande („Princip der electromotorischen Oberfläche").

Durch die Sätze 1—5 ist in jedem Falle die Lage der Spannungsflächen und Strömungscurven bestimmt, sobald die Gestalt der Oberfläche, die Lage der electromotorischen Flächen, resp. Electroden, endlich die Grenzen zwischen den etwa verschieden leitenden Theilen des Körpers gegeben sind. Jedoch ist die mathematische Berechnung nur in einfacheren Fällen ausführbar.

Umgekehrt lassen sich aus der electromotorischen Oberfläche niemals bestimmte Rückschlüsse auf die Spannungs- und electromotorischen Flächen im Inneren ziehen. Erstere stehen zwar in den Spannungscurven senkrecht zur Oberfläche, ihr weiterer Verlauf im Innern ist aber unbekannt. Die electromotorischen Flächen endlich können nur theilweise dann erkannt werden, wenn sie die Oberfläche erreichen, so dass letztere an diesen Stellen eine Discontinuität der Potentialwerthe zeigt. Im Uebrigen kann jede Spannungsfläche im Inneren ganz oder theilweise (z. B. in molecularen Stücken) electromotorische Fläche sein, oder es können auch die electromotorischen Kräfte auf viele dieser Flächen oder auf viele in ihnen liegende (moleculare) Flächenstücke vertheilt sein.

Die Untersuchung der electromotorischen Oberfläche geschieht durch Anlegen leitender Bögen, welche ein Galvanometer enthalten. Da jedoch dieselben die Spannungsvertheilung modificiren, um so stärker je besser sie im Vergleich zum Körper leiten, so ist es am richtigsten, ihren Stromzweig durch Compensation zu annulliren; ist dies nämlich geschehen, so ist die Spannungsvertheilung im Körper so, als wäre keine Ableitung vorhanden. Die zur Compensation nöthige Kraft misst die Potentialdifferenz beider Fusspuncte des Bogens. Noch bequemer ist es mit dem Galvanometerbogen stromlose Punctpaare aufzusuchen; ein solches liegt immer in einer Spannungscurve. Das System der letzteren lässt sich so vollständig feststellen, freilich ohne die Spannungswerthe.

---

1 Dies lässt sich auch direct durch Anschauung zeigen. Da an der Oberfläche keine Electricität entweicht oder eintritt, kann sie sich nur ihr entlang bewegen.

Am Muskel ist nachgewiesen, dass jede von zwei Querschnitten begrenzte Faser Sitz electromotorischer Kräfte ist. Die Spannungscurven verlaufen, wie am ganzen Muskel, in Form umgürtender Parallelkreise, die sich an den Querschnittsflächen concentrisch fortsetzen, die Strömungscurven also in Form meridianaler Linien (vgl. Fig. 47). Die Spannungscurven ändern an den Kanten des Cylinders ihre Werthe so steil, dass man fast eine Discontinuität annehmen könnte, d. h. annehmen, dass in der Nähe der Querschnitte zwei electromotorische Flächen liegen, welche die Oberfläche an den Kanten erreichen. Allein dieser Annahme widerspricht die Existenz der schwachen Längs- und Querschnittsströme; um diese zu erklären, muss entweder angenommen werden, dass es ausser der bezeichneten noch eine Schaar anderer electromotorischer Flächen giebt (eine solche Annahme ist im Felde $A$ der Fig. 48, die einen axialen Faserlängsschnitt darstellt, schematisirt), oder dass die vorhandenen electromotorischen Flächen die Oberfläche nicht erreichen, d. h. dass in der Nähe der letzteren sich indifferent leitende Substanz befindet.[1]

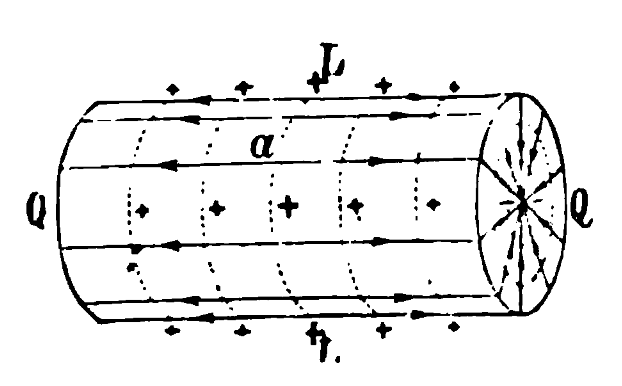


Fig. 47. Electromotorische Oberfläche eines Muskelcylinders mit künstlichen Querschnitten.

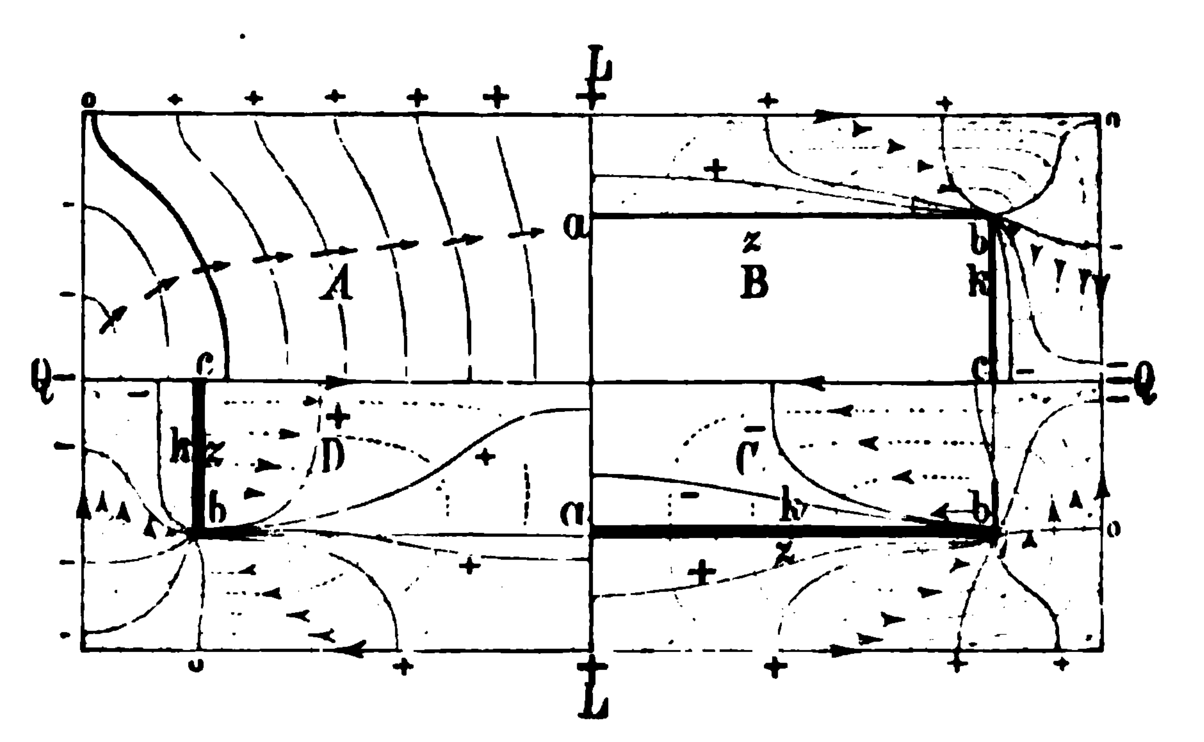


Fig. 48. Schema denkbarer Annahmen über die electromotorischen Flächen in einer Muskelfaser. Axialer Längsschnitt.

Unter letzterer Voraussetzung nun sind immer noch eine grosse Reihe von Annahmen bezüglich der electromotorischen Flächen mit der Beschaffenheit der Oberfläche vereinbar, in erster Linie folgende: 1. ein massiver electromotorischer Cylinder, am Längsschnitt positiv, an den Querschnitten negativ; 2. eine dem Cylindermantel parallele electromotorische Fläche, aussen positiv, innen negativ; 3. zwei electromotorische Flächen in unmittelbarer Nähe der Querschnitte und diesen parallel, jede nach aussen negativ, nach innen positiv. Denkt

1 Die Nothwendigkeit dieser Annahme erkannte zuerst Helmholtz, a. a. O.; vgl. auch du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 584; 1867. S. 272. (Ges. Abh. II. S. 113, 200.)

man sich die electromotorischen Flächen aus Zink und Kupfer zusammengesetzt, so entstehen die drei Schemata *B*, *C*, *D*, Fig. 48, und man sieht dass die Wirkungen dieser drei Annahmen auf die Oberfläche nicht wesentlich verschieden, also alle drei gleich berechtigt sind. Der Unterschied besteht darin, dass in *B* die Strömungscurven durch *bc*, in *C* durch *ab*, in *D* durch *ab* und *bc* senkrecht hindurchgehen müssen; welches aber der wirkliche Verlauf ist, können Versuche am Muskel nicht entscheiden; ebensowenig lässt sich die genaue Lage der neutralen Spannungsfläche, die nach den drei Annahmen etwas verschieden ist, entscheiden. Die Unterschiede werden um so unmerklicher, je näher *ab* und *cd* der Oberfläche liegen; man ist aber sogar genöthigt sie in unmittelbarer Nähe der Oberfläche anzunehmen.

Passt man nämlich diese drei Annahmen den anatomischen Verhältnissen an, so würde die dritte besagen, dass der künstliche Querschnitt, etwa durch seine verändernde Einwirkung auf die Muskelsubstanz, eine electromotorische Kraft setzt, die zweite dass der Muskelinhalt sich gegen seine Umhüllung (Sarcolemm) negativ verhält. Die erste endlich muss, um rationell zu sein, noch einen Zusatz erfahren; statt des einen electromotorischen Cylinders nämlich ist es erlaubt eine Anzahl kleinerer, regelmässig angeordneter anzunehmen, sämmtlich mit positivem Längsschnitt und negativen Querschnitten [1]; jeder dieser kleinen Cylinder kann scheibenförmig durch die ganze Faser hindurchgehen, oder noch weiter longitudinal in moleculare Cylinder zerfallen die sich zu jenen Scheiben etwa verhalten wie die Sarcous elements zu den Discs. Eine solche Zerspaltung des grossen Cylinders, zum mindesten in Scheiben, trägt dem Umstande Rechnung, dass jeder Querschnitt negativ ist.

Die folgenden Betrachtungen werden zeigen, dass diese Annahmen sämmtlich Vertreter gefunden haben, und werden zwischen ihnen entscheiden.

Für alle Theorien des Muskelstroms ist es sehr wichtig zu beachten, dass selbst die grösste in einem ableitenden Bogen vorhandene Kraft nur einen Bruchtheil der im Innern wirkenden Kraft darstellt; nur dann wäre die abgeleitete Kraft gleich der wirkenden, wenn die electromotorische Fläche oder Flächen continuirlich durch den ganzen Muskel hindurchgingen und die Oberfläche erreichten. Da dies aus ver-

---

1 Vgl. über die gleiche Wirkung dieser Modification des Schema's HELMHOLTZ, a. a. O.; die Wirkung je zweier einander zugekehrter benachbarter gleichnamig electrischer Flächen hebt sich für die Wirkung nach aussen auf: das Schema repräsentirt also einen einzigen electromotorischen Cylinder mit negativen Querschnitten und positivem Mantel.

schiedenen Gründen nicht der Fall sein kann, so haben die Ströme eine starke innere Abgleichung, besonders in unmittelbarer Nähe der electromotorischen Flächen. Es wäre daher auch völlig unrichtig anzunehmen, dass die Compensation der abgeleiteten Stromzweige die inneren Ströme beseitigt; ein Muskel mit angelegtem Bogen, dessen Strom compensirt ist, verhält sich vielmehr als wäre der Bogen nicht vorhanden, und die Ströme gleichen sich im Innern ab. Für gewisse Betrachtungen ist es auch bemerkenswerth, dass gleichmässige Aenderungen des Leitungswiderstands im ganzen Muskel den Compensationszustand des angelegten Bogens nicht stören können, also auch nicht etwa die negative Schwankung erklären können.

## 2. *Die du Bois'sche Moleculartheorie.*

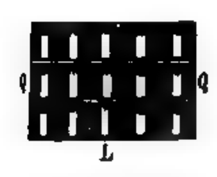
du Bois-Reymond hat die letzte der drei angeführten Annahmen gemacht und in ausführlicher Weise begründet. Es geschah dies unter dem Eindruck jenes später als irrthümlich erkannten Befundes, dass auch die natürlichen Enden der Muskelfasern die gleiche Negativität besitzen wie die künstlichen Querschnitte. Es schien demnach gerechtfertigt, im ganzen Muskel präexistirende electromotorische Körper oder Flächen anzunehmen.

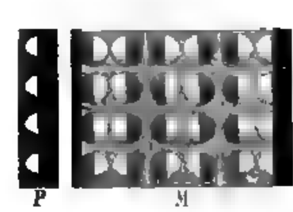
Die speciellere Form, in der man sich die Anordnung electromotorischer Molekeln im Muskel verwirklicht denken kann, hat verhältnissmässig geringes Interesse. Da an der einzelnen Muskelfaser niemals experimentirt werden konnte, und es fast sicher ist, dass künstliche Längsschnitte einer einzelnen Faser nicht die Positivität der sogenannten künstlichen Längsschnitte, d. h. der natürlichen Faseroberflächen, zeigen würden, so genügt es im Grunde für die Theorie, wenn man sich jede Muskelfaser aus den schon erwähnten electrischen Scheiben zusammengesetzt dächte, deren jede zwei negative Grundflächen und einen positiven Mantel besitzt. Nimmt man, wie es in Folge der Theorie der parelectronomischen Schicht, und des Electrotonus der Nerven, geschehen ist, jede peripolar-electrische Molekel als aus zwei dipolar-electrischen zusammengesetzt an, welche sich ihre positiven Hälften zukehren, so muss die Annahme hinzugefügt werden, dass jeder künstliche Querschnitt zwischen zwei negative und nie zwischen zwei positive Flächen fällt; man braucht hierzu natürlich nicht anzunehmen, dass erstere weiter von einander abstehen als letztere (das Gegentheil wird angenommen, s. unten), sondern da unmittelbar bei Anlegung des Querschnitts die vom Messer berührte Schicht augenblicklich im Tetanus abstirbt, so genügt schon die Annahme, dass jedes Paar dipolarer Molekeln im Absterben untrennbar verbunden ist, so dass die äusserste lebende Molekel immer eine gegen den Querschnitt negative ist.

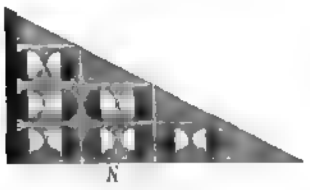
Die Schemata Fig. 49 — 51, welche in ihren wesentlichen Theilen den Schriften du Bois-Reymond's entnommen sind, zeigen die specielleren Annahmen.[1] Fig. 49 zeigt peripolare Molekeln, Fig. 50 dipolare in peri-

1 du Bois-Reymond hat diese Theorien auch an Modellen aus Zink und Kupfer

polarer Anordnung, Fig. 51 endlich eine weniger weitgehende Schematisirung, nämlich nur die oben S. 229 erwähnten electromotorischen Mole-



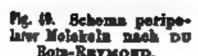



Fig. 49. Schema peripolarer Molekeln nach DU BOIS-REYMOND.

Fig. 50. Schema dipolarer Molekeln in peripolarer Anordnung nach DU BOIS-REYMOND. *P* die parelectronomischen Molekeln am natürlichen Querschnitt. *N* Schema des Neigungsstroms.

cularflächen; rechts habe ich die allereinfachste Form hinzugefügt, nämlich die S. 229 u. 230 erwähnten durch die ganze Faser hindurchgehenden Querflächen (Scheiben). Die in Fig. 51 gemachte Annahme, dass die Länge der peripolaren Systeme grösser sei als ihr Abstand, hat DU BOIS-REYMOND[1] nach Entdeckung der Neigungsströme an die Stelle der früheren entgegengesetzten gesetzt. Die Neigungsströme erklärt er aus der säulenartigen Anordnung der Molekelkanten längs des schrägen Querschnitts, wie sie Fig. 50 rechts bei *N* veranschaulicht (vgl. auch unten S. 239). Die mit *P* bezeichnete Molekellage der gleichen Figur stellt die parelectronomische Schicht des natürlichen Querschnitts dar. Einige Autoren[2] haben auch im morphologischen Bau des Muskels die electromotorischen Flächen oder Molekeln näher zu bestimmen versucht, natürlich nur mit Wahrscheinlichkeitsgründen.

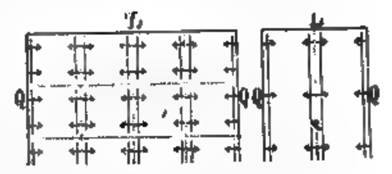



Fig. 51. Links: Moleculare electromotorische Flächen nach DU BOIS-REYMOND. Rechts: die einfachste Schematisirung der Präexistenzlehre.

Die oben S. 228 verlangte indifferente Umhüllung konnte repräsentirt werden durch das Perimysium und das Sarcolemm am Längsschnitt, die abgestorbene Schicht am Querschnitt; auch genügte es schon, wenn die oberflächlichen Schichten am Längsschnitt nur relativ indifferent waren, indem ihre Molekeln etwa durch Eintrocknung, Luftwirkung etc. an Kraft verloren hatten.[3]

Sobald erkannt war, dass die natürlichen Faserenden stets viel schwächere Negativität zeigen als der künstliche Querschnitt, ja häufig stromlos oder positiv sind, boten sich zwei Möglichkeiten dar. Entweder war die Präexistenz electromotorischer Theilchen im Muskel

---

geprüft, welche in verdünnte Säure versenkt wurden; vgl. Untersuchungen I. S. 561. 1548; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 599. (Ges. Abh. II. S. 125.)

1 DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 595 (Ges. Abh. II. S. 122); vgl. auch Ges. Abh. II. S. 292. Anm. 1877.

2 Vgl. H. MUNK, Göttinger Nachrichten 1858. No. 1; HENSEN, Arbeiten aus d. Kieler physiol. Instit. 1868. S. 17. Kiel 1869.

3 Vgl. HELMHOLTZ, a. a. O. S. 376.

überhaupt aufzugeben, und zu untersuchen, ob nicht die Durchschneidung selbst, d. h. die Verletzung der Fasern, die eigentliche Stromursache abgebe, oder man musste, wenn die Präexistenzlehre festgehalten werden sollte, die Annahme hinzufügen, dass am natürlichen Faserende besondere electromotorische Kräfte thätig seien, welche die Wirksamkeit des inneren Systems nach aussen hin mehr oder weniger compensiren oder selbst übercompensiren. DU BOIS-REYMOND that den folgenschweren Schritt, sich für das letztere zu entscheiden.[1] Er nahm also am natürlichen Faserende eine Lage „parelectronomischer Molekeln" an, welche der Sehne nicht negative, sondern positive Flächen zuwenden. Enthält der Muskel dipolare Molekeln in peripolarer Anordnung (s. oben), so kann man sich die parelectronomischen Molekeln so vorstellen, dass dem letzten Molekelpaar die äussere Hälfte fehlt. Wäre diese Abweichung nicht bloss am letzten, sondern auch einer Anzahl folgender Paare vorhanden, so würde daraus am Ende der Faser eine säulenartige Anordnung dipolarer Molekeln, eine „parelectronomische Strecke" folgen. In diesem Sinne deutete in der That DU BOIS-REYMOND die wenn auch nur in einigen wenigen Fällen von ihm gemachte Beobachtung, dass ein in der Nähe des Muskelendes gemachter künstlicher Querschnitt sich positiv gegen den Längsschnitt verhielt. Eine später von ihm ausgesprochene Vermuthung über die Quelle der Parelectronomie wird sogleich erwähnt werden.

Die negative Schwankung bei der Erregung wurde von DU BOIS-REYMOND einer Abnahme der electromotorischen Kraft der Molekeln oder der Herstellung einer nach aussen schwächer wirksamen Anordnung derselben zugeschrieben. Der Actionsstrom der parelectronomischen Muskeln konnte nur durch die Annahme erklärt werden dass die parelectronomischen Molekeln, welche den Ruhestrom mehr oder weniger compensiren, an der negativen Schwankung in geringerem Maasse[2] als die normalen Theil nehmen, so dass ihre eigene Schwankung die des normalen Muskelrestes nicht zu compensiren vermag. Ein stromlos parelectronomischer Muskel zeigt also hiernach dieselbe Schwankung als hätte er künstlichen Querschnitt, nur vermindert um die entgegengesetzte, aber schwächere Schwankung der parelectronomischen Schicht. Die Negativität der Erregungswelle erklärt sich nach dieser Theorie dadurch dass die in Erregung

1 Die Discussion des Dilemma's findet sich in den Untersuchungen II. 2. S. 82.

2 Die ursprüngliche Annahme war, dass sie an der Schwankung gar nicht Theil nehmen; erst später ergab sich dass die Schwankung des parelectronomischen Muskels schwächer ist als bei künstlichem Querschnitt; vgl. DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 124. (Ges. Abh. II. S. 533.)

begriffene Strecke durch die negative Schwankung ihrer Molekelkräfte einen relativ indifferenten Leiter darstellt, der von den negativen Querschnitten des ruhenden Antheils ableitet (auch hier muss aber angenommen werden, dass beide dipolare Hälften eines Molekelpaars stets in gleichem Grade der Schwankung begriffen sind, weil sonst unter Umständen die erregte Substanz sich positiv verhalten könnte).

Den verschiedenen zeitlichen Verlauf der Schwankung bei natürlichem und bei künstlichem Querschnitt erklärt du Bois-Reymond aus Eigenschaften der parelectronomischen Molekeln. In der Nachwirkung der Schwankung unterscheidet er zwei Arten. Die eine, welche auch bei künstlichem Querschnitt auftritt, ist bedingt durch eine Art Ermüdung, d. h. eine bleibende Schwächung der electromotorischen Kraft in Folge der Reizung; er nennt sie „innere“ Nachwirkung.[1] Die stärkere Nachwirkung parelectronomischer Muskeln aber (s. S. 206, 219), welche sich als Verstärkung der Parelectronomie darstellt, bezeichnet er als „terminale“ Nachwirkung, indem er annimmt, dass die am natürlichen Faserende anlangenden Erregungswellen daselbst die Entwicklung parelectronomischer Molekeln veranlassen; er sieht sogar hierin die eigentliche Ursache der vitalen Parelectronomie, und vermuthet, dass auch die am künstlichen Querschnitt anlangenden Wellen denselben parelectronomisch machen würden, wenn nicht das hier schnell vorschreitende Absterben die parelectronomische Schicht alsbald immer wieder zerstörte.

Folgender Versuch du Bois-Reymond's[2] soll noch specieller beweisen, dass Erregung die Parelectronomie verstärkt.[3] Legt man einem Gastrocnemius an der Achillesaponeurose, von unten nach oben fortschreitend, mit einem glühenden Draht quere Brandstriemen an, so erfolgt eine successive Stromentwicklung nach einem schon oben (S. 218) erwähnten Gesetz. Der Betrag der Entwicklung ist nach der Moleculartheorie cet. par. vom Grade der Parelectronomie abhängig. Schaltet man nun zwischen zwei Cauterisationen eine Tetanisirung ein, so erhöht dies, wie du Bois-Reymond findet, den Entwicklungsbetrag der nächsten Cauterisation, woraus er schliesst, dass der Tetanus die Parelectronomie verstärkt. Indess ist nicht sicher festzustellen, wie viel von jener Erhöhung auf Rechnung schwindender Nachwirkung des Actionsstroms kommt.

Der doppelsinnige Actionsstrom parelectronomischer, von beiden Sehnen abgeleiteter Muskeln rührt nach du Bois-Reymond's Ansicht davon her, dass der Betrag der Schwankung jedes Endes um so schwächer ist, je höher dessen Parelectronomie; die Schwankung des oberen Muskelendes mache einen aufsteigenden, die des unteren einen absteigenden Strom; durch Superposition beider Schwankungen entstehe vermöge ihres

---

1 Vgl. über dieselbe auch Roeber, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870. S. 615; Roeber erklärt die Säurebildung im Tetanus für die Ursache der inneren Nachwirkung.

2 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 133. (Ges. Abh. II. S. 540.)

3 Schon Grünhagen (Ztschr. f. rat. Med. (3) XXIX. S. 285. 1867) glaubte aus der Nachwirkung schliessen zu dürfen, dass Tetanus den Muskel dauernd stromlos, d. h. vollkommen parelectronomisch macht.

verschiedenen zeitlichen Verlaufs eine doppelsinnige Schwankung; werde die eine durch Wegschaffung der parelectronomischen Schicht verstärkt, so verdecke sie die andere gänzlich, und die Schwankung werde einsinnig. Doppelsinnige Schwankungen können nach dieser Theorie nur bei Ableitung von beiden natürlichen Enden eines Muskels und bei möglichst verschiedener Beschaffenheit derselben auftreten, was du Bois-Reymond in der That zu finden glaubte (vgl. indess S. 212).

### *3. Die Annahme eines electrischen Gegensatzes zwischen Muskelinhalt und Sarcolemm.*

Die oben S. 229 mit *C* bezeichnete Annahme würde ebenfalls den Strom des querdurchschnittenen Muskels erklären, und hätte sogar den Vortheil zu der Stromlosigkeit des unversehrten Muskels vortrefflich zu stimmen. du Bois-Reymond [1] hat diese Annahme zuerst geprüft, aber durch folgenden Versuch zu widerlegen geglaubt. Er leitete den Strom eines querdurchschnittenen Muskels *A* von Längs- und Querschnitt ab, legte aber zwischen Querschnitt und Bausch einen zweiten Muskel *B* in unwirksamer Längsschnittsanordnung; jetzt hätte der Strom, wenn er den genannten Ursprung hätte, anscheinend wegbleiben müssen, wegen der Anordnung Hülle *A*, Inhalt *A*, Hülle *B*, Inhalt *B*, Hülle *B*; trotzdem ist der Strom mit ungeschwächter Kraft vorhanden. Indessen ist zu beachten dass der Contact zwischen Inhalt *A* und Hülle *B* kein unmittelbarer ist, sondern sich abgestorbene und absterbende Schichten einschieben; der Versuch stösst also die Theorie nicht um, wenn letztere annimmt dass die Erregung nur zwischen unverändertem Inhalt und Hülle stattfindet.

Die Schattenseite dieser Theorie liegt darin, dass sie die Actionsströme nur erklären kann durch die Annahme, dass der erregte Muskelinhalt, resp. erregte Stellen desselben, den electrischen Gegensatz gegen die Hülle ganz oder theilweise einbüsst, oder sogar umkehrt, eine sehr unvermittelt dastehende Hypothese. Ferner würde die Theorie verlangen dass hüllenlose Protoplasmen stromlos sind, während Alles für das Gegentheil spricht. Immerhin wäre sie einfacher und wahrscheinlicher als die Moleculartheorie.

Eine Theorie dieser Art ist von Grünhagen [2] aufgestellt worden; er nimmt einen electromotorischen Gegensatz an zwischen Muskelfibrille (beim

---

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 558. 1848.

2 Grünhagen, Königsberger med. Jahrb. IV. S. 199. 1866; Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXI. S. 46. 1868, XXXVI. S. 132. 1869; Die electromotorischen Wirkungen lebender Gewebe. Berlin 1873; Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 573. 1874; Bearbeitung von Funke's Handb. d. Physiologie I. S. 484, 637. Leipzig 1876.

Nerven Axencylinder) und bespülender Ernährungsflüssigkeit; sein Grund ist aber nicht etwa die Stromlosigkeit der unversehrten Faser, welche er überhaupt nicht annimmt (hierin würde grade ein Haupteinwand gegen die Theorie liegen), sondern gewisse Versuche an porösen Cylindern, deren Resultate, wenn richtig, auf den Muskel wohl kaum übertragbar sind. Eine klare und widerspruchsfreie Darlegung der Theorie sucht man übrigens in den angeführten Schriften vergebens; ihre Ausdehnung auf die Actionsströme etc. ist physicalisch fehlerhaft.

### 4. *Die Alterationstheorie.*

Die letzte, mit *D* bezeichnete der oben S. 229 erörterten Annahmen über den Sitz der electromotorischen Kraft liegt einer von mir 1867 aufgestellten Theorie zu Grunde. Die beiden bisher betrachteten Theorien nehmen eine Präexistenz electrischer Gegensätze im unversehrten Muskel an. Die folgende Theorie[1], welche sich seit ihrer Aufstellung bei jeder neu hinzugekommenen Thatsache immer mehr bewährt hat, nenne ich, weil sie alle electromotorische Wirkungen des Muskels auf zweierlei physiologische Veränderungen seiner Substanz zurückführt, die Alterationstheorie.

Selbst wenn der unversehrte Muskel wirklich schwache Ströme von unregelmässiger Richtung zeigte, wie die Präexistenzlehre behauptet, wäre es ungerechtfertigt, diese Ströme, welche von ganz anderer Ordnung sind, als die des künstlichen Querschnitts, mit letzteren in theoretischen Zusammenhang zu bringen (vgl. auch S. 197, Anm. 4). Vollends ist, wenn der unversehrte Muskel stromlos ist, nicht der mindeste Grund vorhanden, die nun allein noch vorliegenden Ströme künstlicher Querschnitte von einer Blosslegung präexistirender Molekeln herzuleiten. Vielmehr tritt nunmehr die andere, S. 231 f. erwähnte Alternative in den Vordergrund, dass nämlich die electromotorische Kraft des verletzten Muskels lediglich aus der Verletzung selbst entspringe. Man weiss, dass jede Durchschneidung den Faserinhalt am Querschnitt augenblicklich tödtet, und dass der Absterbeprocess, u. A. durch Säurung erkennbar, in jeder Faser nach innen fortkriecht. Nehmen wir an, dass die absterbende Substanz sich zur lebenden negativ verhält[2], so sind ohne

1 Hermann, Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven Heft II. 1867 (enthielt die Theorie in unvollkommener Gestalt); Heft III. 1868; vgl. auch die im Vorstehenden angeführten Aufsätze im Arch. f. d. ges. Physiol. 1869—1878, und die kurze Uebersicht in der Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich 1878. S. 1. (Abgedruckt in Molesch. Unters. XII. S. 113.)

2 Dass diese Contactwirkung durch den oben S. 234 angeführten Versuch nicht ausgeschlossen wird, ist klar. Man könnte daran denken, als das eine Glied der Kette nicht die absterbende, sondern die abgestorbene Substanz zu bezeichnen;

Weiteres alle Erscheinungen am ruhenden Muskel erklärt. Die electromotorische Kraft hätte hiernach ihren Sitz in der nach innen fortwandernden Demarcationsfläche[1] zwischen der absterbenden und der lebenden Substanz, und ich nenne daher den Ruhestrom „Demarcationsstrom".

Die Erscheinungen bei der Thätigkeit erklären sich weiter aus der ebenso einfachen Annahme, dass nicht allein die Erstarrung, sondern auch die Erregung die ergriffene Substanz negativ macht gegen den unveränderten Faserinhalt. Diese Analogie zwischen Erstarrung und Erregung stimmt vortrefflich zu den zahlreichen andern Cap. 6 u. 8 schon erwähnten und bei der Chemie des Muskels noch zu erwähnenden. Die auf diese Weise entstehenden „Actionsströme" lassen sich in allen ihren Formen, ohne dass irgendwelche weitere Annahmen nöthig sind, in der oben S. 217 angegebenen Weise auf das Vollkommenste erklären.

Die Behauptung, dass bei der Erregung ein eigener, vom Ruhestrom unabhängiger Strom auftrete, ist schon 1856 von Matteucci[2] aufgestellt worden; er stützt sich, wenn auch in nicht ganz klarer Weise, darauf, dass bei schwachem oder fehlendem Ruhestrom die Schwankung stark sein kann. Ohne dies zu erwähnen, und obgleich unterdess letztere Thatsache von du Bois-Reymond ausführlich discutirt und mit seiner Theorie der negativen Schwankung vereinbart war, stützte Grünhagen[3] neuerdings die gleiche Behauptung auf denselben, nunmehr ganz unzureichenden Grund. Auch die Gründe von Meissner & Cohn (s. oben S. 211) für Annahme eines besonderen Actionsstroms waren unzureichend. Erst die Beseitigung der Präexistenzlehre enthält den Beweis, dass die Actionsströme nicht als Schwankungen präexistirender electromotorischer Kräfte betrachtet werden können.

Die contractile Substanz ist also mit der merkwürdigen Eigenschaft begabt, sowohl die vernichtenden als die erregenden Einflüsse mit einer electromotorischen

---

allein erstens kann letztere nie direct mit lebender in Contact sein, zweitens wird sich todte Substanz höchst wahrscheinlich so indifferent verhalten wie Sarcolemm, Bindegewebe etc.; drittens giebt es möglicherweise noch verschiedene electromotorische Zwischenstufen des Absterbeprocesses die bei den schwachen Längsschnittsströmen betheiligt sind (s. unten S. 239). Statt absterbende Substanz könnte man beim Muskel allenfalls sagen: „erstarrende", aber dies würde für den Nerven und andere analoge Gebilde nicht passen, und ferner fällt die electromotorische Reaction höchstwahrscheinlich in ein Vorstadium der Erstarrung, grade wie in das Latenzstadium der Contraction.

1 Diesen Ausdruck, welcher der Chirurgie der Gangrän entnommen ist, hat du Bois-Reymond sehr treffend auf diese Grenzfläche übertragen; Monatsber. d. Berliner Acad. 1867. S. 642. (Ges. Abh. II. S. 356.)

2 Matteucci, Compt. rend. XLIII. p. 231. 1856.

3 Grünhagen, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 119. 1872; vgl. übrigens die gradezu widersprechende Angabe desselben Autors, oben S. 233. Anm.

Reaction zu beantworten, dergestalt dass der ergriffene Antheil sich negativ verhält gegen den unveränderten.[1]

Die Alterationstheorie ist nicht allein von unvergleichlicher Einfachheit gegenüber der Moleculartheorie, welche fast für jede neue Thatsache eine neue Annahme machen musste, sondern hat noch weitere, sogleich zu erwähnende Vorzüge. Vorher aber mögen einige Versuche Platz finden, welche zwischen beiden Theorien experimentell entscheiden.

Zunächst ist jeder der S. 197 ff. angeführten Beweise für die Stromlosigkeit ganz unversehrter ruhender Muskelfasern zugleich ein Beweis gegen die Moleculartheorie. Bis jetzt wenigstens konnte keine Form der Molecularanordnung erdacht werden, bei welcher die unversehrte Faser stromlos würde. Ausserdem ist diese Stromlosigkeit ein erkenntnisstheoretischer Grund, von jeder derartigen Annahme abzusehen, denn wenn erst Demarcationsflächen zwischen lebender und todter oder zwischen ruhender und erregter Substanz geschaffen sein müssen, damit eine electromotorische Kraft auftrete, so muss man nach allgemeinen Principien die Kraft so lange mit der Demarcationsfläche selbst in Zusammenhang bringen, bis die Unrichtigkeit dieser Annahme nachgewiesen ist.

Ein Experimentum crucis zwischen beiden Theorien wird durch die Frage geliefert, ob die Entstehung des Stromes bei Anlegung des künstlichen Querschnitts eine messbare Zeit braucht oder nicht, welches letztere durch die Präexistenzlehre verlangt wird. Der Versuch hat für ersteres entschieden. Lässt man einen Muskel sehr kurze Zeit auf die Boussole wirken, einmal *A* indem der künstliche Querschnitt im Beginn der Schlusszeit angelegt wird, das andere Mal *B* bei schon früher vorhandenem Querschnitt, so ist im zweiten Falle die Ablenkung grösser als im ersten; der Einwand dass die Differenz von einer im ersten Fall durch den mechanischen Reiz eintretenden negativen Schwankung herrühre, wird durch Betrachtung und Controllversuch ausgeschlossen.[2]

Der hierzu angewandte Apparat war das schon oben (S. 216) erwähnte Fall-Rheotom. Jedoch war statt des Reizschiebers ein Muskelträger angebracht, der in Fig. 52 mit aufgespanntem Gastrocnemius *M* dargestellt ist. Der Muskel ist durch die beiden Seidenfäden f und f′ und die Wirbel *W* und *W′* über das Ebonitlager *L* gespannt, das auf der Messingsäule *S* steckt. Als unpolarisirbare Electroden dienen die beiden von Kugelgelenken getragenen Zangen *Z*, *Z′*, welche die Triceps-,

---

1 Ueber die muthmassliche Bedeutung dieser Eigenschaft s. das folgende Capitel.
2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 191. 1877.

beziiglich Plantaraponeurose zwischen ihren Backen fest packen; die eine Backe $e, e'$ ist mit Ebonit, die andere $z, z'$ mit amalgamirtem Zink bekleidet, welches letztere mit einem mit Zinklösung getränkten Waschlederstück $l, l'$ bedeckt ist. Am Fallkörper $F$ des Rheotoms ist eine Fischhautleiste befestigt, welche beim Fall dem Muskel die Achillesaponeurose abstreift. Die dazu nöthige Einstellung geschieht grob am Muskelträger, fein am Fallkörper. Während der Abstreifung wird der Boussolkreis[1] am Rheotom geschlossen und bald nachher geöffnet. Alle Zeiten sind genau bekannt. Die Entwicklung des Muskelstroms ist kein plötzlicher Act, sondern erfolgt etwa entsprechend der Curve $a\,b\,c$, Fig. 53. Auf die Boussole wird aber die Wirkung die gleiche sein, als wenn die Entwicklung momentan im Momente $e$, nach der Curve $aefc$ geschähe, wobei die Flächen $bcg$ und $efcg$ gleich gross sind; nur die gedachte Latenzzeit $ae = E$, welche ich die „reducirte Entwicklungszeit" nenne, lässt sich aus den Versuchen $A$ und $B$ entnehmen; ist nämlich $s$ die Streifzeit, $v$ die Zeit vom Beginn des Streifens bis zum Moment der Schliessung, und $t$ die Dauer des Boussolschlusses, ferner $A$ und $B$ die in den Versuchen $A$ und $B$ erhaltenen Ablenkungen, so ergiebt sich

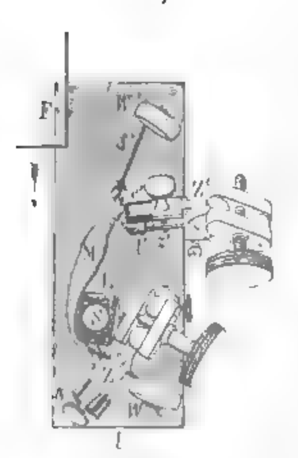
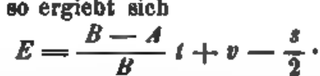


Fig. 52. Abstreifversuch am Gastrocnemius mit dem Fallrheotom.

Fig. 53. Schema der Entwicklungszeit des Muskelstroms.



$$E = \frac{B - A}{B}\, t + v - \frac{s}{2}\,.$$

Der Werth von $E$ ergab sich zu etwa $^1/_{400}$ Secunde. Kälte verlängert diese Zeit. Dass nicht die mit der Verletzung verbundene mechanische Reizung durch eine negative Schwankung den Strom in $A$ kleiner macht als in $B$, ergiebt sich schon daraus, dass der Actionsstrom beim Anreissen der unteren Faserenden im ersten Moment, wie der Muskelstrom selbst, aufsteigend sein müsste. Ferner kann man nach Anlegung des Querschnitts die mechanische Reizung noch einmal wiederholen, und erhält dann doch die volle Ablenkung.

Ein zweites Verfahren bestand darin, einem parallelfasrigen Muskel durch quere Durchquetschung mittels des Fallrheotoms im Moment des Boussolschlusses einen künstlichen Querschnitt anzulegen und die Ablenkung mit derjenigen bei schon vorhandenem Querschnitt zu vergleichen. Die Durchquetschung geschah auf einer unpolarisirbar abgeleiteten Stelle; die andre Electrode war in ganz ähnlicher Weise einem indifferenten feuchten Leiter, der den Längsschnitt des Muskels berührte, angelegt und erhielt den gleichen Schlag. Der Apparat ist a. a. O. beschrieben und abgebildet. Das Resultat war das gleiche wie beim vorigen Verfahren; jedoch konnte hier festgestellt werden, dass die Entwicklung in der That

[1] Die Boussole ist wie früher S. 216. Anm. 2 erwähnt vorgerichtet.

(s. oben) **allmählich** geschieht, und schon im Moment der Verletzung beginnt. Der Vorgang ist vermuthlich identisch mit dem bei der Erregung; die Verletzung macht eine Negativität, welche zu einem Theil an Ort und Stelle bestehen bleibt, zum andern als Erregungswelle über die Faser abläuft.

Eine kurze Betrachtung erfordern noch die Actionsströme an der mit künstlichem Querschnitt versehenen Muskelfaser. Wir sahen, dass wenn diese total erregt wird, der Demarcationsstrom eine negative Schwankung macht, die man auch als „ausgleichenden Actionsstrom“ bezeichnen kann. Da hier gar keine unveränderte Substanz vorhanden ist, gegen welche der erregte und der absterbende Antheil electromotorisch wirken könnte, so kann der vorhandene Stromrest — falls ein solcher überhaupt vorhanden ist (wahrscheinlich geht die Schwankung nur bei maximaler Erregung auf Null) — nur von einer Wirkung zwischen der erregten und der absterbenden Substanz selbst herrühren. Fast unzweifelhaft bilden alle Zustände, welche der Muskelinhalt durchmachen kann, unter einander eine VOLTA'sche Spannungsreihe, wie eine solche schon für eine Reihe von Zuständen nachgewiesen ist (s. oben S. 196), so dass dieser Fall keinerlei Schwierigkeiten bildet. Eine ähnliche Betrachtung ist auch am Platze für den Fall, wo eine Erregungswelle am künstlichen Querschnitt anlangt (s. oben S. 213), wobei nur noch zu bedenken ist, dass, wie in der Nervenphysiologie gezeigt werden wird, die Welle schon bei der Annäherung an den Querschnitt wahrscheinlich beständig an Intensität abnimmt.

Die **Neigungsströme** erklären sich einfach aus der Thatsache dass auch bei schrägem Querschnitte die Demarcationsflächen senkrecht zur Axe liegen, und fortschreitend so bleiben [1], so dass, wie Fig. 54 zeigt, eine treppenförmige Säule der wirksamen Kanten sich bildet. Dass eine **einzelne** schräg durchschnittene Faser Neigungsstrom zeige, ist nie nachgewiesen worden, und mehr als unwahrscheinlich, eine Moleculartheorie des Neigungsstroms (s. oben S. 231) also überflüssig. Nur so lange man dem unversehrten Achillesspiegel, an welchen die Fasern mit schrägen Facetten sich ansetzen [2], Neigungsstrom zuschrieb, schien jene Theorie unentbehrlich.

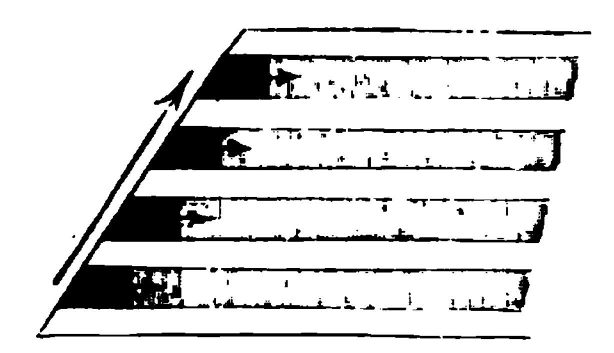


Fig. 54. Lage der Demarcationsflächen bei schrägem Querschnitt (Neigungsstrom).

Für die Erklärung der schwachen Längsschnittsströme steht, wie Fig. 48 zeigt, die von HELMHOLTZ und DU BOIS-REYMOND hervorgehobene partielle Abgleichung der Ströme durch eine indifferente Umhüllung (vgl. S. 231) der Alterationstheorie ebenso zu Gebote wie der Moleculartheorie. Indess ist es zweifelhaft, ob jene Umhüllung mächtig genug ist, um die Erscheinung zu erklären. Es wäre denkbar, dass der schädigende Einfluss des Querschnitts in die Faser weit hineinreicht, so dass eine Reihe

1 DU BOIS-REYMOND vermuthete sie dem schrägen Schnitt parallel (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 587; Ges. Abh. II. S. 116); doch lässt sich die angegebene Lage microscopisch nachweisen.

2 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 2. S. 58, 110. 1859; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 588; Monatsber. d. Berliner Acad. 1872. S. 791. (Ges. Abh. II. S. 70, 116.)

von Querschichten, die sämmtlich in verschiedenen Stadien des Absterbens sind, und dadurch electromotorisch auf einander wirken, auf einander folgen; indess ist dies eine blosse Möglichkeit.[1] Viel leistungsfähiger in Bezug auf Erklärung der schwachen Längsschnittsströme ist der Umstand, dass die electrotonische Polarisation an der Grenze von Inhalt und Hülle einen starken Einfluss auf die Spannungsvertheilung am Längsschnitt, im Sinne der zu erklärenden, ausübt; der ganze Längsschnitt ist in einem von der Kette am Querschnitt herrührenden Catelectrotonus. Näheres kann aber erst bei der Theorie des Electrotonus, im 2. Bande, angegeben werden.

### 5. *Angaben über die Natur der electromotorischen Kräfte im Muskel.*

Man muss sich beim jetzigen Standpunct unserer Kenntnisse begnügen, den Sitz der electromotorischen Kraft im Muskel festzustellen; selbst die Angabe, dass sie vom Contact zweier Substanzen oder Substanzzustände herrührt, sagt noch gar Nichts über die Natur der Kraft. Einige Autoren haben indess über letztere Vermuthungen geäussert, zum Theil sogar ohne ihren Ort zu ermitteln oder zu berücksichtigen. Am häufigsten ist vermuthet worden, dass die Kräfte chemischen Ursprungs seien, namentlich von Säure-Alkaliketten herrühren. Liebig[2] sah eine solche zwischen dem alkalischen Blut und dem vermeintlich sauren Muskelsaft; eine Commission der Pariser Academie[3] spricht von einem äusseren chemischen Gegensatz; J. Ranke[4] geht sogar soweit die du Bois'schen Molekeln für kleine Säure-Alkaliketten zu halten. Seit der Entdeckung der Säurung beim Absterben und bei der Thätigkeit hätte es mehr Wahrscheinlichkeit als alle genannten Ideen, die Alterationstheorie auf eine Säure-Alkalikette zurückzuführen. Indess sprechen zahlreiche Gründe gegen eine solche Annahme, vor Allem die grosse Geschwindigkeit der Stromentwicklung bei Verletzung und Reizung, mehr noch die Kraft der Muskelströme, welche nach du Bois-Reymond[5] grösser ist als die der stärksten Säure-Alkalikette; selbst das ist noch nicht einmal sicher, dass die Richtung des Stromes zu dieser Theorie stimmt, und ob es überhaupt eigentliche Ketten dieser Art giebt.[6] Unklar und unzureichend sind auch die Zurückführungen des Muskelstroms auf sog. capillar-electrische Erschei-

1 Gegen dieselbe scheint zu sprechen, dass beim Erwärmen einer Muskelstrecke dieselbe erst dann negativ wird, wenn die Erstarrungstemperatur erreicht ist; vorher wird sie im Gegentheil positiv (vgl. Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 39. 1870, IV. S. 163. 1871; s. auch oben S. 196).

2 Liebig, Chemische Untersuchung über das Fleisch etc. S. 83. Heidelberg 1847.

3 Bericht von Pouillet, Compt. rend. XXXI. p. 42. 1850; Uebersetzung im Arch. f. physiol. Heilk. 1850. S. 671.

4 J. Ranke, Die Lebensbedingungen der Nerven S. 141. Leipzig 1868. Derselbe Autor hat auch für die negative Schwankung die Theorie bereit, dass sie auf Schwächung des Stromes durch Milchsäure beruhe; vgl. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1865. S. 19, und a. a. O.

5 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 467, 480. (Ges. Abh. II. S. 273, 283.)

6 Vgl. Worm Müller, Untersuchungen über Flüssigkeitsketten I. Leipzig 1869.

nungen durch BECQUEREL[1], und auf sog. Quellungsströme durch GRÜNHAGEN[2] u. A.

Anhang. Ich führe im folgenden noch die für die Physiologie bemerkenswerthere Literatur einer Anzahl anderer galvanischer Erscheinungen in Organismen an; jedoch ist die Lehre vom Nervenstrom und von den electrischen Organen der Zitterfische nicht berücksichtigt.

1. Ströme an Pflanzen. BUFF, Ann. d. Chemie LXXXIX. S. 76. 1854; JÜRGENSEN, Studien des physiol. Instit. zu Breslau I. S. 103. Leipzig 1861; SACHS, Handb. d. Experimentalphysiologie der Pflanzen S. 82. Leipzig 1865; HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 155. 1871; J. RANKE, Sitzungsber. d. bayr. Acad. 1872. S. 177; BURDON SANDERSON, Proceed. Roy. Soc. XXI. p. 495. 1874; XXV. p. 411. 1876; H. MUNK, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 30, 167.

2. Ströme an (bluthaltigen) drüsigen Organen, an Sehnen, Knochen etc. MATTEUCCI, Ann. d. chimie et phys. (3) XV. p. 65. 1845; DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 1. S. 202. 1849; HERMANN, Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven III. S. 88. Berlin 1868.

3. Angebliche Ströme zwischen verschiedenen Blutarten. SCOUTETTEN, De l'électricité considérée comme cause principale de l'action des eaux minéraux sur l'organisme p. 196. Paris 1864; DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 479 (Ges. Abh. II. S. 282); HERMANN, a. a. O. S. 94.

4. Hautströme der nackten Amphibien, der Säugethiere und des Menschen, in der Ruhe und bei Reizung der Nerven (Secretionsströme). DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 2. S. 9, 218. 1859; ROSENTHAL, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865. S. 301; ROEBER, ebendaselbst 1869. S. 633; ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 97. 1872; HERMANN, ebendaselbst XVII. S. 291. 1878; HERMANN & LUCHSINGER, ebendaselbst XVII. S. 310, XVIII. S. 470. 1878.

5. Schleimhautströme der Zunge, des Rachens, des Darmkanals, und Secretionsströme der Zunge. ROSENTHAL, a. a. O.; ENGELMANN, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 465; HERMANN & LUCHSINGER, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 460. 1878.

---

## NEUNTES CAPITEL.

# Theoretische Betrachtung der Muskelcontraction.

### I. Uebersicht der aufgestellten Theorien.

Die Erklärung der Muskelcontraction ist eine der fesselndsten Aufgaben der Physiologie. Die Einfachheit und Handgreiflichkeit der Erscheinung, die zahlreichen Handhaben welche anscheinend die mechanischen, thermischen, galvanischen und chemischen Studien über den Lieblingsgegenstand der exacten Physiologie, den Muskel,

---

1 BECQUEREL, in zahlreichen Mittheilungen in den Compt. rend.; ein Resumé von ihm selbst im Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1874. p. 1; vgl. auch ONIMUS, ebendaselbst 1870. p. 250.

2 GRÜNHAGEN, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 573. 1874; vgl. auch über solche Ströme BUFF, Ann. d. Chemie LXXXIX. S. 76. 1854; ENGELMANN, Onderzoekingen physiol. labor. Utrecht (3) III. p. 82. 1875, und die Literatur der QUINCKE'schen Diaphragmaströme.

für die Ausbildung und Prüfung theoretischer Ideen darbieten, erwecken wohl in jedem Forscher die Ueberzeugung, der nächste Schritt müsse die Lösung dieses herrlichen Problemes bringen, und doch hat dasselbe bisher aller Bemühungen gespottet. Der Gegenstand dieses Abschnittes kann daher nur sein, einerseits zu zeigen dass bisher keine zureichende Erklärung aufgestellt worden ist, oder jetzt aufgestellt werden kann, andererseits auf Grund der bis jetzt gewonnenen Thatsachen diejenigen Fragen möglichst scharf zu formuliren, deren Beantwortung voraussichtlich dereinst die Aufklärung des Problems herbeiführen wird.

Die älteren, zum Theil sehr abenteuerlichen Theorien der Contraction findet man bei Haller[1] zusammengestellt. Als Beispiel dieser Speculationen sei erwähnt, dass man die Muskelcontraction erklärte aus einer Einblasung von Luft durch die Nerven in endständige Bläschen, wodurch der Muskel zum Anschwellen und durch kuglige Entfaltung der rhombischen Bläschen zur Verkürzung und Verdickung gebracht werde; oder aus einer ähnlichen Anschwellung durch Eintreibung von Blut; aus Verkürzung nach Art eines befeuchteten Seiles, u. dgl. mehr. Plausiblere Theorien wurden aufgestellt, als man anfing die Lehre von der electrischen Anziehung auf das Problem anzuwenden, und ganz besonders nach der Ampère'schen Entdeckung der Anziehung paralleler und gleich gerichteter Ströme. Die hauptsächlichsten Theorien dieser Art findet man bei Joh. Müller[2] und bei du Bois-Reymond[3] erörtert. Keine einzige derselben ist geeignet einer auch nur oberflächlichen Prüfung Stand zu halten. Die neueren Theorien werden beiläufig im Folgenden zur Sprache kommen.

### 1. *Versuche die contractilen Kräfte mit elastischen zu identificiren.*

Die oben S. 68 erörterte Weber'sche Theorie ist vielfach als ein Versuch aufgefasst worden, die Contraction aus einer Wirkung elastischer Kräfte zu erklären. Dies ist aber, wie schon a. a. O. gesagt worden, ein Irrthum; Weber's Theorie besagt nur: die Verkürzung ist gleich der Längendifferenz zwischen der natürlichen Form des ruhenden Muskels, belastet mit dem Gewichte $p$, und der des thätigen Muskels, belastet mit dem gleichen Gewichte. Aus den Formen und Elasticitätsgrössen beider Zustände ergiebt sich der Betrag der Zughöhe; elastische Kräfte aber bewirken die Verkürzung

1 Haller, Elementa physiologiae IV. p. 514. Lausanne 1762.
2 J. Müller, Handb. d. Physiologie II. S. 56.
3 du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität II. 1. S. 4.

nur dann wenn nach Entwicklung des thätigen Zustandes, d. h. der contractilen Kräfte, der Muskel noch durch ein Hinderniss auf seiner Ruhelänge festgehalten, und dies dann entfernt wird; grade in diesem Falle lässt sich aber, wie oben ausgeführt wurde, die Verkürzung (Wurfhöhe) nicht einmal aus der WEBER'schen Theorie entnehmen. Die eigentliche Verkürzung der natürlichen Form und die damit zusammenhängende Abnahme der Elasticität (vgl. übrigens S. 72) wird durch die WEBER'sche Theorie nicht im mindesten erklärt; diese Theorie ist also lediglich eine Schematisirung.[1]

Ob diese Schematisirung nun an sich berechtigt sei, ist, wie schon S. 73 angedeutet, ganz abgesehen von der theoretisch nicht so wichtigen Frage der Elasticitätsabnahme, durch die Entdeckung HEIDENHAIN's zweifelhaft geworden, dass die Belastung selbst auf die Intensität des Erregungszustands, soweit er sich durch thermische und chemische Veränderungen äussert, Einfluss hat (vgl. S. 163f,). Da aber das WEBER'sche Schema nur für die mechanische Leistung Bedeutung hat, und in mechanischer Beziehung die HEIDENHAIN'schen Versuche nichts aussagen, so scheint mir das WEBER'sche Schema, in dem Umfange in welchem es überhaupt berechtigt war, auch durch die HEIDENHAIN'schen Versuche nicht umgestossen.[2] Dazu müsste erst nachgewiesen werden, dass die Belastung auch auf die mechanische Leistung Einfluss hat; ganz undenkbar ist ein solcher Versuch nicht; wirft man z. B. einem belastet tetanisirten Muskel plötzlich seine Last ab, so wird trotzdem sein Erregungsgrad wie er unter dem Einfluss der Spannung sich gestaltete noch kurze Zeit vermuthlich anhalten, und es wäre im Hinblick auf HEIDENHAIN's Ergebnisse denkbar, dass er nun kürzer ist, als wenn er von vorn herein unbelastet tetanisirt wurde; sollte sich dies ergeben, so wäre allerdings das WEBER'sche Schema unrichtig. Seine Wichtigkeit ist übrigens, bei der Einschränkung mit welcher es gehandhabt werden muss, nicht so gross, um ein allzu hartnäckiges Festhalten zu rechtfertigen.

Es fragt sich nun weiter, ob wirklich Gründe vorhanden sind, die contractilen Kräfte mit elastischen zu identificiren, ganz abgesehen von der WEBER'schen Theorie. Wir sehen dabei auch gänzlich ab von der schon S. 11 zurückgewiesenen Verallgemeinerung des

1 Dass sie WEBER für mehr hielt, kann ich aus seiner Darstellung nicht herauslesen. Auch FICK (Untersuchungen über Muskelarbeit S. 15. Basel 1867) fasst die Theorie so auf, wie sie meiner Ansicht nach im Sinne ihres Urhebers aufgefasst werden muss.

2 HEIDENHAIN's Einwände beziehen sich in der That wesentlich auf jene Deutung der WEBER'schen Theorie, welche ich soeben bekämpft habe.

Begriffs Elasticität, welche jede, aus welcher Ursache immer herrührende Aenderung einer natürlichen Form als Aenderung des Elasticitätszustands bezeichnet; denn ausser der Verwirrung welche diese Betrachtungsweise anrichtet, lässt sie die Hauptfrage ganz unberührt, indem sie ihr nur einen andern Namen giebt.[1]

Viele sind nun mit J. Müller der Meinung, dass der oben S. 66, 71 erörterte Schwann'sche Versuch eindringlich zu Gunsten einer Verwandtschaft der contractilen Kräfte mit elastischen spreche, dass er wenigstens allen Theorien, die auf Anziehungskräfte, welche mit dem Quadrat der Entfernung abnehmen, gegründet sind, z. B. allen electrodynamischen Theorien, ein für alle Mal ein Ende bereite. In der That hat folgende Betrachtung etwas sehr Bestechendes: der Schwann'sche Versuch zeigt, dass die Verkürzungskraft um so kleiner wird, d. h. der Muskel contractionshindernden Kräften um so weniger Widerstand leistet, je mehr er bereits verkürzt ist; beruhte die Verkürzung auf irgend einer Anziehung die mit der Entfernung abnimmt, so müsste umgekehrt die Verkürzungskraft mit der Verkürzung selber zunehmen. Es kann sich also nur um eine Kraft handeln die mit der gegenseitigen Entfernung zunimmt, wie die elastische. Allein ich habe vor Kurzem darauf aufmerksam gemacht[2], dass jeder elastische Körper das von Schwann gefundene Verhalten zeigen muss, welches auch die Natur der contractilen Kräfte sei. Letztere brauchen also durchaus nicht elastische zu sein.

In jedem Stadium der Contraction kann nämlich dasjenige Gewicht nicht weiter gehoben werden, das den contrahirten Muskel um eine dem Rest des Hubes gleiche Strecke dehnt; dies Gewicht wird also beim Hube immer kleiner, weil elastische Köper zu kleineren Dehnungen kleinere Gewichte brauchen; durch welche Kräfte der contrahirte Muskel kürzer wird, ist hierfür ganz gleichgültig. Ein electrodynamisches Ringsystem nach Prévost & Dumas (s. unten) würde sich ebenso verhalten, wenn es elastische Einschaltungen oder eine elastische Verlängerung hat. Auch durch die Annahme, dass die Ringe um sich zu nähern eine elastische Zwischensubstanz zu comprimiren haben, würde man dem anscheinenden Widerspruch des Schwann'schen Versuchs mit electrodynamischen Theorien entgehen.

### 2. *Versuche die contractilen Kräfte mit electrischen zu identificiren.*

Kaum ein Vorgang schien so geeignet, Licht auf das Wesen der Muskelcontraction zu werfen, als der der electrischen Anziehung und

1 Volkmann (Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 1. 1873) hat versucht experimentell zu beweisen dass die contractilen Kräfte als elastische zu betrachten sind, und nicht etwa elastischen entgegenwirken; indessen sind die Versuche sowie auch die speciellere Fragestellung verfehlt, wie namentlich Fuchs gezeigt hat (ebendaselbst S. 421).

2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 455. 1878.

Abstossung. Wenn man natürlich auch kaum einen Augenblick der Hypothese von PRÉVOST & DUMAS[1] beistimmen konnte, dass die Muskelcontraction durch gleichsinnige Durchströmung paralleler Nervenschlingen bedingt sei, — denn für diese Hypothese fehlte eben Alles: die Nervenschlingen, deren longitudinale Durchströmung, isolirende Hüllen, die zu erwartende Faltung der Muskelfasern bei der Contraction (welche allerdings PRÉVOST & DUMAS behaupteten, vgl. oben S. 16), und ausserdem war für sie das Muskelgewebe selber eigentlich etwas ganz Unnützes; wogegen der scheinbar vernichtende Einwand des SCHWANN'schen Versuches, wie wir eben gesehen haben, kein wirklicher Einwand war, — wenn ebensowenig die oberflächliche Analogie des geschichteten Muskelbaus mit einer VOLTA'schen Säule, auf welche z. B. MAYER[2] und AMICI[3] hingewiesen haben, irgend eine Handhabe zu Theorien bietet: ein unabsehbares Feld der Speculation eröffnete sich, sobald man kleinsten Theilchen im Muskel die Function der gegenseitigen Anziehung zuschrieb. Und wirklich schien die DU BOIS'sche Moleculartheorie das nothwendige Substrat für diese Anschauungen geliefert zu haben. An den vermeintlichen electrischen Molecülen waren plötzliche Umlagerungen und Kraftänderungen scheinbar wirklich erwiesen; wie leicht war es denkbar dass diese Veränderungen durch die Erregung eingeleitet werden, und so beschaffen sind, dass die Theilchen in ihrem neuen Zustande oder ihrer neuen Pollage sich gegenseitig in der Längsrichtung der Faser anziehen, vielleicht gleichzeitig in der Querrichtung abstossen. Ja solche Theorien schienen noch den Vortheil zu haben, dass sie auch die Fortleitung der Erregung durch die Faser durch Orientirungswirkungen einer Molekel auf die benachbarte erklärten.[4]

Dass Theorien dieser Richtung nur von Wenigen specieller durchgeführt wurden hatte mehrere Gründe. Vor Allem mochte man in dieser Hinsicht dem Urheber der Moleculartheorie nicht vorgreifen, und dieser selbst war in seinen thatsächlichen Ermittelungen noch nicht weit genug für solchen Schritt vorgedrungen; wer es versuchte mochte auch sofort auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen;

---

1 PRÉVOST & DUMAS, Magendie's Journ. d. physiol. expér. et pathol. III. p. 301, 339. 1823.

2 MAYER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1854. S. 217.

3 AMICI, Arch. f. pathol. Anat. XVI. S. 422. 1858. (Uebersetzung aus Il Tempo II. S. 328.)

4 Als die Hoffnungen dieser Epoche characterisirende Stellen vgl. WUNDT, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 174. Anm. Braunschweig 1858, und FICK, Untersuchungen über Muskelarbeit S. 53. Basel 1867.

endlich schreckte wohl auch der SCHWANN'sche Versuch, wenn auch ganz mit Unrecht, ab.[1]

Mit dem vollständigen Aufgeben der Moleculartheorie ist aber all diesen Speculationen mit Einem Schlage der Boden entzogen; denn sobald, wie jetzt feststeht, im Inhalt der Muskelfaser keinerlei electrische Discontinuität nachgewiesen ist, fehlt es auch an greifbaren Objecten die sich anziehen könnten. Wer also fortan trotzdem solchen Theorien nachhängt, der nimmt eben electrische Theilchen (in einer nach aussen unwirksamen Anordnung) rein nach Gutdünken, ohne irgend einen thatsächlichen Anhalt, an, etwa mit demselben Rechte mit welchem es jedem freisteht solche Molekeln in einem Wassercylinder sich vorzustellen. Die wirklich feststehenden electrischen Vorgänge im erregten Muskel können vor Allem schon deshalb nicht unmittelbar mit der Contraction in Verbindung gebracht werden, weil die Contraction an jedem Puncte erst eintritt, nachdem der electrische Vorgang selbst schon beendet ist (vgl. oben S. 206 f.).

Mit der Präexistenzlehre fielen auch solche Theorien dahin, welche die sogenannte negative Schwankung in dem Sinne deuteten, dass die verschwindende galvanische Arbeit sich in mechanische umwandelt.[2] Solche Theorien hatten schon an sich den Uebelstand, dass sie bestenfalls nur ein Schema darstellten und keine Erklärung; denn der Mechanismus, der jene Umwandlung bewirkte, blieb völlig dunkel. Jetzt aber wissen wir, dass überhaupt im normalen Muskel ein Strom nicht präexistirt, und bei der Erregung nicht abnimmt, dass vielmehr alle unter den Begriff der negativen Schwankung fallenden Erscheinungen entweder von nur partialer Erregung oder von Erregung einer partiell absterbenden Faser herrühren.

Indess wäre es möglich, dass für Eine Erscheinung der Muskelthätigkeit, nämlich für die Fortpflanzung der Erregung, die galvanischen Vorgänge, freilich in ganz anderem Sinne als es nach der Moleculartheorie schien, eine Handhabe zur Erklärung bieten.

### 3. *Thermodynamische Anschauungen über die Contraction.*

Die vermeintliche Thatsache (vgl. Cap. 7), dass Wärmebildung und mechanische Arbeit, letztere in Wärme umgerechnet, sich zu

1 Von specielleren Theorien dieser Art, welche ich nur deshalb nicht ausführlicher anführe, weil ich vermuthe dass sie von ihren Urhebern wieder verlassen sind, citire ich WUNDT, Arch. f. physiol. Heilkunde 1858. S. 387; HENSEN, Arbeiten aus dem Kieler physiol. Institut 1868. S. 13. Kiel 1869; KRAUSE, Ztschr. f. Biologie V. S. 411. 1869.

2 Vgl. z. B. VOIT, Untersuchungen über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel S. 205 ff. München 1860.

einer nur von der Reizgrösse abhängigen Summe ergänzen, begünstigte die Anschauung, dass die Arbeit aus verwandelter Wärme hervorgehe. Aber weder wäre diese Anschauung eine nothwendige Folge jener Thatsache, noch bietet sie eine erschöpfende Erklärung der Zusammenziehung, da für die Vorstellung einer Vorrichtung im Muskel, welche nach Art der Dampfmaschine Wärme in mechanische Arbeit verwandeln könnte, nicht der mindeste thatsächliche Anhalt vorhanden ist. Bestenfalls also wäre diese Theorie ein für Betrachtungen über den Haushalt des Muskels verwendbares Schema.[1]

### *4. Chemische Theorien der Contraction.*

Von zwei Gesichtspuncten ausgehend wurden chemische Momente in das Problem der Contraction hineingezogen. Einmal versuchte man die electrische Erregung wegen ihrer gesetzmässigen Beziehung zu den beiden Polen auf electrolytische Veränderung, also auf chemische Reizung zurückzuführen[2], und es wurde sogar der Versuch gemacht, auch die Fortpflanzung der Erregung im Nerven, vom Nerven auf den Muskel, und im Muskel selbst, insofern aus chemischer Reizung abzuleiten als die chemischen Producte der Erregung eines Querschnitts, besonders die freie Säure, reizend auf den nächsten Querschnitt wirken sollten.[3] Andrerseits steht es fest, dass ein chemischer Vorgang das Substrat der Muskelkräfte ist, und die Feststellung der Zwischenglieder ist die Aufgabe jeder erschöpfenden Theorie des Contractionsvorgangs. Als chemische Theorien kann man nun solche bezeichnen, welche diese Zwischenglieder derartig reduciren, dass die Formveränderung als unmittelbare Folge der Umsetzung, z. B. einer Eiweisscoagulation, auftritt. Einen derartigen Versuch habe ich selbst im Jahre 1867 gemacht[4], und werde auf ihn weiter unten zurückkommen.

### *5. Theorien, welche aus microscopischer Beobachtung der Contraction hervorgegangen sind.*

Unzweifelhaft kann die Beobachtung des Contractionsvorgangs an den kleinsten Theilen des Muskels ebenso gute, und gewisser-

1 Wesentlich diese Bedeutung haben wohl auch einstweilen die mathematischen Betrachtungen von Fuchs, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 421. 1873; XV. S. 536, 552. 1877.

2 Vgl. u. A. v. Bezold, Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln S. 327. Leipzig 1861.

3 Vgl. J. Ranke, Die Blutvertheilung und der Thätigkeitswechsel der Organe S. 182. Leipzig 1871.

4 Hermann, Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven S. 57. Berlin 1867.

massen unmittelbarere Aufschlüsse über das Wesen der Contraction gewähren, als das mechanische, galvanische, thermische Studium des Contractionsvorgangs am ganzen Muskel. Indessen sind die oben S. 15 ff. kurz angegebenen microscopischen Beobachtungen, abgesehen von den grossen Abweichungen der einzelnen Angaben, grösstentheils zur Aufstellung von Theorien nicht geeignet. Bestenfalls ist man bis zu Schematisirungen gelangt. So hat BRÜCKE in seiner dort citirten Schrift aus der Erhaltung der positiv einaxigen Beschaffenheit der Sarcous elements während der Contraction, bei Aenderung der Gestalt derselben, den Schluss gezogen dass jedes Sarcous element aus einer Anzahl mit parallelen Axen angeordneter kleinster doppeltbrechender Körper besteht, welche er „Disdiaclasten" nennt, und dass die Disdiaclasten bei der Contraction ihre Colonnenordnung ändern, indem die Anzahl der Querreihen ab-, und die Zahl ihrer Glieder zunimmt. Offenbar ist dies nur ein Schema; von den Kräften, welche diese neue Ordnung und dann die Rückkehr der alten bewirken, hat man keine Vorstellung. Besondere Schwierigkeit für die Disdiaclasten-Theorie hat auch der Umstand dass beim Dehnen des Muskels die Form der Sarcous elements sich ebenfalls, mit Erhaltung ihrer doppeltbrechenden Eigenschaften, ändert, hier also ebenfalls eine Umstellung der Disdiaclasten stattfinden müsste, deren Zustandekommen durch die Dehnung vollends unverständlich ist. Auch scheint die ganze Theorie unnöthig, da sie voraussetzt dass Doppelbrechung nur an krystallartige Unveränderlichkeit der Form gebunden sein könne. Da auch colloide Substanzen, sobald ihre Dichte nach Richtungen orientirte Verschiedenheiten besitzt (z. B. gepresstes Glas) Doppelbrechung besitzen, so genügt die Annahme dass das Sarcous element ein Aggregat sei, dessen Dichte in der Richtung der Faseraxe kleiner ist als in den Richtungen senkrecht zur Axe, und welches diese Eigenschaft bei activen und passiven Formveränderungen beibehält.

Eine weitergehende Theorie des Contractionsvorganges hat ENGELMANN (cit. S. 22) entwickelt; er beobachtet, wie erwähnt worden ist, bei der Contraction eine Quellung der anisotropen Substanz auf Kosten der isotropen. Indem er nun erstere aus stabartigen Molecülen zusammengesetzt annimmt, welche übrigens weder mit den Sarcous elements noch mit den Disdiaclasten identificirt werden dürfen[1], und

---

[1] Ersteres nicht, weil die Sarcous elements noch durch die Mittelscheibe complicirt sind, auch häufig ebenso breit, ja breiter als lang sind, während die Theorie eine mindestens 25 mal so grosse Länge als Dicke verlangt; letzteres nicht, weil die fraglichen Molecüle ihre Form ändern.

ferner als Thatsache ansieht, dass quellungsfähige Körper bei der Quellung sich der Kugelform zu nähern streben, erklärt er die Contraction durch so bedingte Verdickung und Verkürzung der Stäbchen. Allein, abgesehen von möglichen Einwänden, lässt diese Theorie die Frage gänzlich offen, welcher Umstand diese plötzliche Quellung, und namentlich die rasche Rückkehr zum ursprünglichen Zustande, bewirkt; denn dass nach ENGELMANN in der isotropen Substanz gleichzeitig eine Eiweissabscheidung stattfindet und dadurch Flüssigkeit für jene Quellung disponibel wird ist nicht geeignet jene Frage zu beantworten. Die ENGELMANN'sche Deutung der sichtbaren Veränderung ist also, wenn richtig, nur eine Vorarbeit für eine künftige erschöpfende Theorie des Contractionsvorgangs. Man erinnert sich übrigens, dass nach ENGELMANN die isotrope Substanz, gleichsam die Fortsetzung des Nerven, der Ausgangspunct der Erregung für die anisotrope ist.

ENGELMANN[1] hat auf den wichtigen Umstand aufmerksam gemacht, dass alle contractilen Apparate doppeltbrechend sind oder doppeltbrechende Theile enthalten, und zwar stets so dass letztere positiv einaxig sind und ihre Axe der Verkürzungsrichtung parallel liegt. Er sieht nun zwar im Sinne der eben erwähnten Theorie die Bedeutung des genannten Umstandes darin, dass die Quellung doppeltbrechender Theilchen in der Richtung senkrecht zur Axe am grössten sei; indess wird sich weiter unten zeigen dass die Bedeutung der von ENGELMANN hervorgehobenen Thatsache allgemeiner, und nicht an die Quellungstheorie gebunden ist.

### 6. *Theorien, welche die Contraction als den passiven Zustand, die Erschlaffung als den activen oder beide als activ betrachteten.*

Der Vollständigkeit halber seien hier auch diejenigen Ansichten erwähnt, welche die natürliche Anschauung von den Zuständen des Muskels gradezu umkehrten. Den einzigen einigermassen plausiblen Grund hierzu konnte die Todtenstarre darbieten, welche dann nicht mehr als letzte Contraction, sondern als definitive Ruhe erschien. Sonst enthalten diese Theorien nur so leicht widerlegbare Momente dass es nicht nöthig ist, auf sie einzugehen; der meist wiederkehrende Gedanke ist, dass der expandirte Zustand durch electrische Abstossungen sich erhalte, welche der Nerv nur zu beseitigen habe, um Verkürzung zu bewirken. Es genügt, die hauptsächlichsten Stellen anzuführen.[2]

---

1 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 432. 1875.
2 Vgl. WEST, London med. and surg. journ. I. 1832; DUGÈS, Traité de physiologie

Von wesentlich anderen Gesichtspuncten ausgehend hat eine Anzahl Autoren dem Muskel neben activer Verkürzung eine active Verlängerung („Elongation“) zugeschrieben. Theils suchte man auf diese Weise die Diastole des Herzens bei dem Mangel antagonistischer Muskelfasern besser als durch einfachen Nachlass der systolischen Kräfte zu erklären, wohl auch die Hemmungswirkung des Vagus auf eine active Diastole zurückzuführen, theils war es in neuerer Zeit die Gefässerweiterung auf Nervenreizung, welche, da hier antagonistische Muskeln fehlen, neben der Erklärung durch Hemmungsnerven auch Erklärungen im genannten Sinne hervorrief, und auch Erscheinungen an der Iris veranlassten solche, welche den antagonistischen Dilatator in Abrede stellen, zu ähnlichen Annahmen. Da aber all diese Theorien in der Physiologie des Muskels selbst nicht den geringsten thatsächlichen Anhalt gefunden haben, so genügt es auch hier, die hauptsächlichsten Stellen anzuführen.[1]

## II. Anhaltspuncte für eine Theorie der Muskelcontraction.

### *1. Analogien zwischen Contraction und Erstarrung.*

Für eine Erklärung des grossen Räthsels der Contraction scheint es am natürlichsten, zunächst alle analogen Vorgänge in Betracht zu ziehen. Ich habe von diesem Gesichtspuncte aus schon vor zehn Jahren die Todtenstarre als eins der wesentlichsten Momente für die Erklärung der Contraction bezeichnet.

Vor Allem haben wir in der Todtenstarre ebenfalls eine active Verkürzung und Verdickung des Muskels; die Form, in welche der Muskel übergeht, ist in beiden Vorgängen genau die gleiche; gewisse Umstände müssen also zweifellos beiden Veränderungen des Muskels gemeinsam sein. Da aber die Ursachen der Todtenstarre insofern

---

comparée. Montpellier et Paris 1838; Matteucci, Compt. rend. XXIV. p. 417. 1847; Engel, Ztschr. d. Ges. d. Aerzte in Wien I. S. 205, 252. 1849; Stannius, Arch. f. physiol. Heilkunde 1852. S. 22 (nur als kurzes Aperçu); Radcliffe, Lectures on epilepsy, pain, paralysis etc. London 1864; ders., Journ. of anat. and physiol. VIII. p. 300. 1874; ders., Vital motion as a mode of physical action p. 23 etc. London 1876, und Proteus or unity in nature p. 131. London 1877 (den beiden letzteren Schriften habe ich die älteren Literaturangaben entnommen); Norris, Journ. of anat. and physiol. I. p. 114, 217. 1867; Reinbold, Schmidt's Jahrb. L. S. 82. 1845; Rouget, Compt. rend. LXIV. p. 1128, 1232. 1867; Baxter, Archives of medecine IV. p. 203, 298. 1867 (hier auch frühere Schriften desselben Autors citirt).

1 Aeltere derartige Aeusserungen übergehend, führe ich an: Luciani, Dell' attività della diastole cardiaca. Bologna 1871; Sulla dottrina dell' attività diastolica. Bologna 1874 (auch verschiedene Publicationen von Chirone in Lo Sperimentale und Rivista clin. di Bologna 1873—1876; vgl. auch die Kritik von Mosso & Pagliani: Critica sperimentale della dottrina dell' attività diastolica. Torino 1876); Grünhagen & Samkowy, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 165. 1875; Gaskell, Stud. physiol. labor. Cambridge III. p. 132. 1877 (auch im Journ. of anat. and physiol. XI.).

leichter zu übersehen sind, als hier das Räthsel der Reizung wegfällt, so bietet die Todtenstarre die leichtere Aufgabe dar, und bildet demnach für den normalen inductiven Gang der Forschung die natürliche Eingangspforte für die Aufklärungsbemühungen hinsichtlich der Contraction.

Die Analogiën zwischen Erstarrung und Contraction sind aber bei weitem tiefer als die blosse Gleichheit der Gestalt, in welche der Muskel übergeht. In beiden Fällen findet ausser Verkürzung und Verdickung auch eine geringe Verdichtung des Muskels statt (S. 14 und 143), in beiden entwickelt der Muskel eine vergleichbare Kraft (S. 144), in beiden tritt neben der mechanischen Arbeit Wärmebildung auf (S. 171), und vor Allem stehen die erregte und die erstarrende Muskelsubstanz in demselben electrischen Gegensatz zur unveränderten (S. 235). Man kann weiter hinzufügen, dass sowohl Contraction wie Erstarrung, sobald sie einen Abschnitt einer Muskelfaser ergriffen haben, sich alsbald, wenn auch mit einer ungeheuer verschiedenen Geschwindigkeit, entsprechend etwa der Verschiedenheit ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit, über die ganze Länge der ergriffenen Faser fortpflanzen, dagegen nie von einer Faser auf eine andere übergehen. — Eine grosse Zahl von Analogien existirt auch in chemischer Beziehung (vgl. den betr. Abschnitt des Werkes). Es ist nicht allein nachgewiesen dass der Muskel in beiden Acten sauer wird, und Kohlensäure bildet, sondern sogar dass die chemische Umsetzung bei der Erregung und die bei der Erstarrung aus einem gemeinsamen Substanzvorrath zehren.

Zu diesen zahlreichen Analogien kommt noch hinzu, dass es zweifellose Uebergangszustände zwischen Contraction und Erstarrung giebt. Für den unbefangenen Blick unterscheidet sich die Todtenstarre von der Contraction durch ihre Permanenz; ihr folgt keine Erschlaffung ausser durch Fäulniss; ferner durch ihr schon erwähntes viel unvollkommeneres und langsameres Fortkriechen in der Faser; sie tritt ferner ein, wenn die normalen Ernährungsbedingungen des Muskels längere Zeit hindurch aufgehoben sind. Wir haben aber gesehen, dass unter analogen Bedingungen, durch Ermüdung, Misshandlung, abnorme Temperaturen, Fortschreiten des Absterbens, gewisse Gifte, die Contraction selber in der Richtung zur Erstarrung verändert wird, dass sie abnorm lange beharrt (Verlängerung der Zuckungscurve, und bei Partialreizung Bildung des idiomusculären Wulstes), und sich nicht in voller Stärke und nicht mit normaler Geschwindigkeit längs der Faser fortpflanzt.

Erstarrung und Contraction sind also innig verwandte Acte.

### 2. *Unterschiede zwischen Contraction und Erstarrung. Natur der inneren Arbeit im Tetanus.*

Wie schon bemerkt ist der wesentlichste Unterschied zwischen beiden Vorgängen die Vergänglichkeit des einen und die Permanenz des andern. Die Contraction kann nur durch beständige Fortsetzung der Reizung und unter beständigem Aufwand chemischer Spannkräfte unterhalten werden, die Verkürzung der Todtenstarre bleibt ohne Weiteres bestehen.

Die physiologische Leistung des Muskels beruht nicht bloss auf seinem Verkürzungs-, sondern auch auf seinem Erschlaffungsvermögen. Dieser Umstand bedingt es, dass anhaltende Verkürzung nur durch einen dynamischen Gleichgewichtszustand mit fortgesetztem Aufwand von Kräften unterhalten werden kann. Der Muskel kann verglichen werden einem Cylinder mit Kolben, der durch Eintreiben von Dampf gehoben werden kann; es stehe keine andere fremde Einwirkung zu Gebote, als Zulassung und Absperrung des Dampfes. Damit aber der Kolben nach Absperrung des Dampfes augenblicklich falle, sei der Cylinder von Eis umgeben und habe eine sehr dünne und gut wärmeleitende Wand. Offenbar wird an diesem Apparat beständiges Hochstehen des Kolbens nur durch beständigen Dampfconsum erkauft werden können, dafür aber hat er den Vorzug dass der Kolben durch Aufhören des Zuströmens augenblicklich zum Fall gebracht wird. Offenbar ist der Dampfconsum 1. proportional der Dauer des Tetanus (so sei das permanente Hochstehen des Kolbens bezeichnet), 2. proportional dem Gewichte des Kolbens, denn zur Erhaltung höheren Dampfdrucks ist grösserer Zufluss erforderlich, 3. proportional der Höhe auf welcher der Kolben stehen soll, denn je länger der von condensirender Wand umgebene Raum unter dem Kolben, um so mehr wird in der Zeiteinheit condensirt, und um so mehr Dampf muss zuströmen, endlich 4. proportional der Condensationsgeschwindigkeit; letztere entspricht der Neigung des Muskels, in den erschlafften Zustand zurückzukehren. Die zur Erhaltung der Contraction nöthige Stoffverzehrung und innere Arbeit ist also, so dürfen wir erwarten (und eine experimentelle Prüfung durch thermische Untersuchung wäre vielleicht möglich) am ganz normalen Muskel am grössten, wird durch Ermüdung, Absterben, Muskelgifte, heftige directe Reizung kleiner, und in der Todtenstarre Null.

### 3. *Die Ursache der Verkürzung und Wiedererschlaffung.*

Schon oben S. 149 ist hervorgehoben worden, dass mit dem Nachweis, dass die Erstarrung mit einer Coagulation verbunden ist,

die Verkürzung nichts weniger als erklärt war. Dennoch hängt höchstwahrscheinlich die Verkürzung mit keinem der andern bei der Erstarrung ablaufenden Vorgänge so innig zusammen wie mit der Gerinnung. Dafür spricht vor Allem die oben S. 150 erwähnte „Sehnenverkürzung", die Schrumpfung eiweisshaltiger gefaserter Gewebe in der Richtung ihrer Faserung, durch eiweisscoagulirende Einflüsse, besonders durch eine Temperatur von 65 $^{0}$.

Obschon das Problem der Verkürzung hier schon wieder um ein Gewisses einfacher ist als bei der Erstarrung, wo eine Reihe verwickelter Processe vorhanden ist, können wir doch noch einen Schritt weiter gehen, indem wir das Gebiet morphologisch vorgebildeter gefaserter Gewebe ganz verlassen. Die Eigenschaft bei 65 $^{0}$ sich unter Verdickung zu verkürzen zeigen nämlich auch die Fibrinfasern.[1]

Aber selbst in diesem Fall, dem denkbar einfachsten, fehlt uns das Verständniss. Keine nicht nach Richtungen orientirte Kraft vermag diese Verkürzung zu erklären, man muss schlechterdings annehmen, dass bei der Aenderung des molecularen Gefüges, welches bei der Coagulation der Fibrinfasern stattfindet, auch die intermoleculare Anziehung in der Längsrichtung stärker wird, oder stärker wächst als in der Querrichtung. Dies ist aber nur dadurch erklärbar, dass schon von vornherein die moleculare Anordnung in den Fasern nach Richtungen orientirt ist. Ja die Bildung der Fasern bei der Coagulation, oder richtiger gesagt bei der Verdichtung des ursprünglich homogenen Blutcoagulums ist unter gar keiner anderen Annahme verständlich; es ist ein Vorgang, welcher der Krystallisation gelöster Substanzen am nächsten steht. Sehr bemerkenswerth ist ferner, dass, wie ich neuerdings gefunden habe, die Fibrinfasern doppeltbrechend sind, und zwar positiv einaxig wie die Muskelfasern, und mit einer der Faserrichtung entsprechenden Axenlage. Das Licht pflanzt sich also längs der Faser mit grösster Geschwindigkeit fort, woraus man vermuthen darf, dass in dieser Richtung die Theilchen am wenigsten dicht gelagert sind. In welchem Zusammenhang diese Eigenschaft der Fasern mit ihrer Formung steht, lässt sich nicht übersehen, nur das lässt sich mit grösster Wahrscheinlichkeit behaupten, dass ein solcher Zusammenhang besteht.

Die sog. Coagulation der Fibrinfasern bei 65 $^{0}$ ist eine chemische Veränderung, bei welcher bekanntlich eine Reihe von Eigenschaften, so die Löslichkeit in gewissen Salzlösungen, die catalytische Wirkung

---

1 Im Jahre 1869 habe ich ungemein viel Zeit und Mühe darauf verwendet um zu sehen, ob Fibrinflocken beim Uebergang in den coagulirten Zustand etwa eine kleine Volumverminderung zeigen; ich kam zu keinem entscheidenden Resultat.

auf Wasserstoffsuperoxyd, verloren geht. Sehr bemerkenswerth ist nun, dass auch das Doppelbrechungsvermögen bis auf undeutliche Reste schwindet[1]; es hat sich also mit der chemischen Umwandlung gleichsam auch die Krystallform geändert, und zwar dem amorphen Zustande genähert, oder ist vielleicht ganz in den amorphen Zustand übergegangen; von geringerer Dichte längs der Axe ist kein deutliches Zeichen mehr vorhanden. Sollte nun nicht die Verkürzung und Verdichtung der Faser mit der Ausgleichung der Dichten zusammenhängen? Da zu diesem Behufe die Theilchen längs der Axe mehr zusammenrücken, senkrecht zur Axe weiter auseinanderrücken müssen, scheint ein nothwendiger Zusammenhang gegeben.

Fassen wir die erörterten Momente zusammen, so reducirt sich die Frage der Muskelverkürzung auf die Erklärung einer Formveränderung gewisser Elemente von krystallartiger Molecularanordnung unter dem Einfluss einer chemischen Veränderung ihrer Substanz. Diese Elemente besitzen, so müssen wir annehmen, in der Richtung der Faseraxe eine Axe lockersten Moleculargefüges, während senkrecht zur Axe das Gefüge am dichtesten ist. Im Augenblick der Contraction ändert sich die Substanz in der Weise chemisch um, dass der neue Körper einen geringeren Unterschied in der Dichte nach den beiden Hauptrichtungen besitzt, und daher die Theilchen in der Axenrichtung näher zusammen, in der Querrichtung weiter aus einander rücken. Da die Coagulation durch Hitze die Anisotropie gänzlich beseitigt, alle sonstigen coagulirenden Einflüsse Starre, d. h. beträchtliche Veränderungen der Form im genannten Sinne und wahrscheinlich entsprechende Verminderung der Anisotropie herbeiführen, so liegt der Gedanke nahe, dass die fragliche chemische Veränderung ein Coagulationsvorgang oder einem solchen nahe verwandt sei. Der Umstand, dass alle contractilen Substanzen anisotrop sind (s. oben) verleiht diesen Vorstellungen noch grössere Wahrscheinlichkeit.

Welches die bezeichneten activen Elemente seien, ist eine Frage von geringerer Bedeutung. Es giebt contractile Organe, wie die glatten Muskeln, welche gar keine innere Structur zeigen, und es steht nichts im Wege hier die ganze Faser als das fragliche Element zu betrachten. Trotz aller Structurdetails der quergestreiften Faser wäre es denkbar, dass für sie dasselbe gilt, da die Präexistenz jener Details im ganz normalen Lebenszustande noch nicht als absolut sicher betrachtet werden kann. Aber am wahrscheinlichsten ist es allerdings dass hier von vornherein die anisotropen contractilen Elemente

[1] Von den Muskeln hat schon BRÜCKE in seiner bekannten Arbeit (S. 16) gefunden, dass sie durch Kochen ihre Anisotropie verlieren.

discontinuirlich in regelmässiger Anordnung vorhanden sind. Mögen sie nun mit den Sarcous elements identificirt werden, oder mag keine longitudinale Zerklüftung vorhanden sein, also die anisotrope Substanz durchgehende Querschichten bilden, die Theorie passt auf beide Fälle, da sie von den Dimensionen unabhängig ist; auch eine anisotrope Scheibe von noch so geringer Höhe muss, wenn die Theilchen die bezeichnete Verrückung ausführen, noch niedriger und breiter werden; es wäre daher auch nicht richtig von einer Annäherung an die Kugelgestalt zu sprechen; diese Anschauung würde nur für Elemente, die in der Axenrichtung länger sind, zulässig sein.

Die eigentliche Schwierigkeit, und das noch vollkommen ungelöste Räthsel des Vorganges besteht darin, dass der Zustand in welchen die anisotrope Substanz bei der Contraction übergeht, bei Erregungen innerhalb normaler Grenzen, ein durchaus labiler ist. Man kann sagen, dass alles bisher Angeführte allenfalls hinreicht um die Todtenstarre zu erklären, nicht aber die lebendige Contraction.

Die Thatsache, dass die galvanische Wirkung des erregten Faserantheils der Contraction selbst vorangeht, deutet darauf hin, dass erstere mit chemischen Umsetzungen verbunden ist, welche die Contraction vorbereiten. Um nun zu erklären, dass eine doch im Wesentlichen bleibende chemische Veränderung eine vorübergehende Contraction nach sich zieht, wird kaum etwas Anderes übrig bleiben, als sich vorzustellen, dass die chemische Substanz, welche die Veränderung der anisotropen Elemente herbeiführt, nehmen wir an ein Quantum Säure, durch ihre Anwesenheit den veränderten Zustand macht, alsbald aber durch die umgebende isotrope Substanz wieder neutralisirt wird, so dass ihr verändernder Einfluss wieder wegfällt. Diese Art sich die Dinge vorzustellen ist aber durchaus hypothetischer Natur, so dass die Betrachtung der Ermüdung und der Todtenstarre unter diesem Gesichtspunct, welche übrigens sich leicht von selbst ergiebt, hier unterbleiben kann.

### 4. *Die directe Erregung des Muskels und die Fortleitung derselben.*

Die im dritten Capitel angeführten Thatsachen lehren, dass die Muskelcontraction durch eine Reihe von Einwirkungen eingeleitet wird, welche das Gemeinsame haben, dass sie eine Veränderung mit einer gewissen Geschwindigkeit hervorrufen. Die relativ wirksamste dieser Einwirkungen, d. h. die, welche bei geringster bleibender Schädigung den grössten erregenden Effect hat, ist die Etablirung des Catelectrotonus und das Schwinden des Anelectrotonus. Die erste

Wirkung aller Reize, welche der Contraction selbst stets voraufgeht, und auch bei der Fortleitung vor der Contractionswelle voraneilt, besteht, wie im achten Capitel erörtert ist, darin dass die erregte Faserstelle sich gegenüber allen nicht erregten negativ electrisch verhält.

Dies sind die Thatsachen, mit welchen eine Theorie des Erregungsprocesses zu rechnen hat. Man kann das Gesetz der electrischen Erregung noch etwas kürzer und tiefer formuliren, wenn man den Umstand zu Hülfe nimmt, dass Catelectrotonus mit negativer, Anelectrotonus mit positiver Polarisation der Fasern verbunden ist; eine Faserstelle wird also erregt, wenn in ihr negative Polarisation plötzlich entsteht oder positive plötzlich schwindet, d. h. wenn ihre Polarisation sich plötzlich in negativem Sinne verändert.

Betrachten wir ferner die galvanische Wirkung einer erregten Stelle, *E* Fig. 55, so besteht dieselbe in der Entstehung von Strömchen in ihrer nächsten Umgebung; die Figur 55 giebt von ihnen eine schematische Vorstellung. Diese Strömchen haben die Wirkung die ruhende Nachbarschaft negativ, die erregte Stelle selbst positiv zu polarisiren. Die electromotorische Kraft dieser Ströme ist nicht unbeträchtlich (vgl. Cap. 8), sehr gross aber ist namentlich ihre Intensität, denn der Widerstand ist für die microscopisch kleinen Strecken ihrer kürzesten Abgleichungslinien sehr klein.

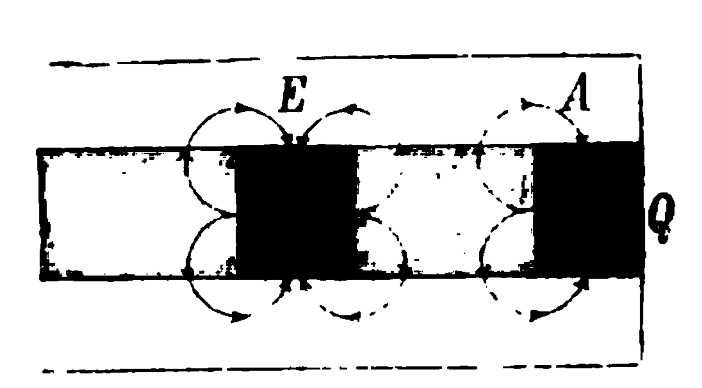


Fig. 55. Schema der Strömchen an einer erregten und einer absterbenden Stelle des Faserinhalts.

Diese Betrachtung, welche noch nichts Hypothetisches enthält, schliesst Momente in sich, welche höchst wahrscheinlich eines Tages zu einer Theorie der Fortpflanzung der Erregung und zu einem Verständniss der eigentlichen Bedeutung der thierischen Electricität führen werden.[1] Denn die plötzliche Entstehung negativer Polarisation in der nächsten Nachbarschaft der primär erregten Stelle muss diese erregen, und die positive Polarisation der erregten Stelle selbst könnte sehr wohl diese selber wieder in Ruhe versetzen.[2] Wenn gewisse Bedingungen erfüllt sind, welche in der allgemeinen Nervenphysio-

[1] Den folgenden Gedanken habe ich schon vor 7 Jahren angedeutet; vgl. HERMANN, Grundriss der Physiologie des Menschen. 4. Auflage. S. 323. Berlin 1872; die Stelle steht auch in den folgenden Auflagen (6. Aufl. S. 317).

[2] Eine hiermit zusammenhängende, dem Experimente zugängliche Frage ist die, ob bei absolut gleichmässiger und gleichzeitiger Reizung aller Theile einer Faser, wo also keine galvanische Differenz auftreten kann, diese Faser dem Tode durch Erschöpfung anheimfallen würde, jedoch ist es mir bisher noch nicht gelungen eine geeignete Versuchsweise aufzufinden.

logie erörtert werden, über welche aber erst zukünftige Untersuchungen Aufschluss geben können, so könnte aus diesen Elementen sich eine streng mathematische Theorie einer fortschreitenden Erregungswelle aufbauen.[1]

Die erste Erregung durch den Reiz selbst aber kann man sich durch einen Anstoss auf die schon oben als gleichsam explosiv bezeichnete wirksame Substanz des erregbaren Protoplasma bedingt denken. Bei dieser Beschaffenheit wird es auf die Natur des Anstosses weniger ankommen als auf seinen wirklichen Verlauf, ähnlich wie Dynamit durch die verschiedensten, aber stets plötzlichen Einwirkungen zur Explosion gebracht wird. Die Spaltung ist der Art, dass eine galvanische Reaction dadurch hervorgerufen wird, welche einerseits im obigen Sinne bewirkt, dass nur ein Theil des Vorraths an Ort und Stelle verzehrt wird, dafür aber der Spaltungsprocess sogleich sich in der Nachbarschaft ausbreitet, andrerseits es begreiflich macht, dass gewisse Arten galvanischer Einwirkungen die wirksamsten Reize abgeben.

Man könnte auf den Gedanken kommen, eine galvanische Gegenwirkung auch für die Beseitigung der Verkürzung in Anspruch zu nehmen; allein die galvanischen Vorgänge sind an der erregten Stelle abgelaufen ehe die Verkürzung beginnt, können also mit deren Aufhebung nichts zu thun haben.

### 5. *Die Einwirkung des Nerven auf den Muskel.*

Die normale Erregung des Muskels geht, wie wir gesehen haben, stets vom Nerven aus, und für das Verständniss dieses Vorganges ist von fundamentalem Interesse die anatomische Kenntniss der Verbindungsweise zwischen Nerv und Muskel. Als sicheres Resultat aller bisherigen anatomischen Untersuchungen lässt sich hinstellen, dass die Nervenfasern, nachdem sie innerhalb des Muskels vielfache, meist dichotomische Theilungen eingegangen sind, markhaltig an die Muskelfasern herantreten, und mit diesen verwachsen. Das Neurilemm geht hierbei, wie Kühne entdeckt hat, dessen Untersuchungen überhaupt auf diesem Gebiete bahnbrecheud wurden, in das Sarcolemm über, wobei letzteres häufig trichterförmig sich ersterem entgegen ausbuchtet, und der Inhalt des Nervenrohrs findet im Innern des Muskelschlauchs seine Fortsetzung. Diese letztere ist nun bei den verschiedenen Thierclassen sehr verschieden; bei den höheren Classen ist die eben erwähnte Ausbuchtung von einer körnigen, und

---

1 Auch das langsame Fortkriechen des Absterbens am künstlichen Querschnitt könnte mit den Fig. 55 bei *A* angegebenen Strömchen zusammenhängen.

mit grossen Kernen versehenen Substanz ausgefüllt, dem 1840 von DOYÈRE am Bärthierchen entdeckten Nervenendhügel oder der Nervenendplatte, welche der contractilen Substanz aufliegt, und in welcher der Axencylinder verzweigt endet, anfangs noch mit Mark bekleidet, weiterhin nackt. In den niederen Thieren, von den nackten Amphibien ab, ist die Nervenendplatte nicht mehr deutlich nachweisbar, beim Frosch verzweigt sich der ohne Hügel eintretende Nerv weithin unter dem Sarcolemm; die Enden sind marklos und enden zugespitzt, meist nachdem sie vorher eine ein granulirtes Körperchen enthaltende Anschwellung, die „Nervenendknospe", entwickelt haben. Bei den Arthropoden ist die Eintrittsstelle mehr oder weniger hügelig und der Hügelinhalt, in welchem der Axencylinder verzweigt endet, vom quergestreiften Muskelinhalt durch ein Quantum der diesen Muskeln eigenen kernhaltigen, zuweilen die ganze Faser bekleidenden Masse getrennt. Auch die Endplatte der höheren Thiere hat eine gewisse Aehnlichkeit mit dieser Substanz. Eine Muskelfaser kann mehrere, ja viele Nerveneintrittsstellen besitzen.

Entsprechend der Aufgabe dieses Werkes, und zumal da ich selbst keine eingehenden Erfahrungen über die Anatomie der Nervenendigung besitze, wird auf weitere Details und auf die streitigen Puncte dieses Gegenstandes nicht näher eingegangen; die vorstehende kurze Uebersicht ist wesentlich den Angaben KÜHNE's entnommen, dessen zusammenfassende Darstellung [1] zugleich ein sehr vollständiges Verzeichniss der Literatur enthält. Der noch immer streitige Uebergang des Nerven in das Innere der Muskelfaser scheint nunmehr von der grossen Mehrzahl der Untersucher anerkannt; jedoch darf nicht zugegeben werden, dass er ein physiologisches Postulat sei (selbst wenn solche Postulate gegenüber directer anatomischer Untersuchung irgendwelche Bedeutung hätten); denn es ist vollkommen denkbar, dass der vom Nerven ausgehende Erregungsvorgang ein electrischer ist, für welchen das leitende Sarcolemm kein absolutes Hinderniss bilden würde.

Die anatomische Aehnlichkeit der Nervenendplatte mit der electrischen Platte der Zitterfische hat W. KRAUSE [2] und KÜHNE [3] veranlasst, auch eine physiologische Analogie beider Organe zu vermuthen und die Hypothese aufzustellen, dass die Nervenfaser vermittels der Endplatte der Muskelfaser einen electrischen Schlag ertheile. DU BOIS-REYMOND [4] hat diese „Entladungshypothese" einer Experimentalkritik unterworfen. Vor allem findet nach ihm die zunächstliegende

1 KÜHNE, in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben I. S. 147. Leipzig 1871.
2 W. KRAUSE, Ztschr. f. rat. Med. (3) XVIII. S. 152. 1863.
3 KÜHNE, Arch. f. pathol. Anat. XXIX. S. 446. 1864.
4 DU BOIS-REYMOND, Monatsber. d. Berliner Acad. 1874. S. 519. (Ges. Abh. II. S. 698.)

Annahme, dass die Platte im Augenblick der Erregung Sitz einer zu ihrer Fläche senkrechten electromotorischen Kraft würde, eine Schwierigkeit darin, dass sie dann die ihrem Rücken benachbarte Muskelfaser anscheinend ebensogut erregen müsste wie die, in welcher sie liegt [1]; SACHS [2] behauptet aber, dass eine erregte Nervenfaser ausschliesslich die von ihr versorgte Nervenfaser in Zuckung versetzt. Man müsste also die electromotorische Anordnung sich so denken, dass Ströme nur zwischen Puncten der Sohlenfläche auftreten, womit freilich die unmittelbare Analogie mit der electrischen Platte schon aufgegeben wäre.[3] Nach Beseitigung einiger anderen Einwände gegen den vorliegenden Gedanken kommt DU BOIS-REYMOND zu dem Resultat, dass die Entladungshypothese nicht widerlegt ist, findet es aber wahrscheinlicher, dass die negative Schwankung des Nervenstroms an der Erregung der Muskelfaser betheiligt ist, eine Vermuthung, welche er als „modificirte Entladungshypothese" bezeichnet.

In der That ist nun die letztere nichts Anderes als ein specieller Fall des schon 1872 von mir angedeuteten Princips, dass die electromotorischen Erscheinungen, welche mit der Erregung verbunden sind, zur Weiterleitung der Erregung (und zur Beruhigung der erregten Theile selber) in innigster Beziehung stehen, und hierin die eigentliche Bedeutung der thierischen Electricität liegt. Wenn wirklich jeder Nervenfaser- und Muskelfaserquerschnitt den Nachbarquerschnitt durch die oben angedeuteten Strömchen erregt, so wird höchstwahrscheinlich etwas Aehnliches auch an der Uebergangsstelle zwischen Nerven- und Muskelinhalt stattfinden, und man darf vermuthen, dass diese Uebergangsstelle so eingerichtet ist, dass sie jenen Vorgang zu besonders ergiebiger Wirksamkeit ausbildet. Jede speciellere Hypothese wäre aber verfrüht.

ENGELMANN schreibt, wie schon oben (S. 23) erwähnt, die Fortleitung der Erregung im Muskel ausschliesslich der isotropen Substanz zu, welche demnach gleichsam die Function des Nerven innerhalb der Muskelfaser fortsetzt; GERLACH [4] hat sogar eine wirkliche morphologische Fortsetzung der Nervensubstanz innerhalb der ganzen Muskelfaser be-

1 Indessen scheint mir der Umstand, ob Sarcolemm zwischenliegt oder nicht, doch nicht so ganz irrelevant, zumal da SACHS für stärkere Reize die Möglichkeit zugiebt dass auch Nachbarfasern mitzucken.

2 SACHS, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 57.

3 KRAUSE hat später (Arch. f. microsc. Anat. XIII. S. 170. 1876) darauf aufmerksam gemacht, dass die Endplatte ihre Muskelfaser theilweise umgreift und dadurch zu ihr eine andere galvanische Beziehung erlangt als zu den ihrem Rücken anliegenden Fasern. Vgl. auch KÜHNE, Untersuchungen d. physiol. Instit. zu Heidelberg II. S. 210. 1878; TSCHIRJEW, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878. S. 137.

4 GERLACH, Das Verhältniss der Nerven zu den willkürlichen Muskeln der Wirbelthiere. Leipzig 1874; Arch. f. microsc. Anat. XIII. S. 399. 1876.

hauptet, indess bei andern Histologen entschiedenen Widerspruch gefunden.[1] Der missglückte Versuch von J. Ranke, sowohl die Einwirkung des Nerven auf den Muskel als die Fortpflanzung der Erregung in Nerv und Muskel selbst, auf Bildung erregender Milchsäure zurückzuführen, ist schon oben (S. 247) erwähnt. Der Umstand, dass viele Muskelfasern mehr als eine Nerveneintrittsstelle haben, muss, bei der grösseren Leitungsgeschwindigkeit des Nerven, die möglichst gleichzeitige Contraction der ganzen Faserlänge befördern. Die relativ grosse Empfindlichkeit der Nervenenden gegenüber Reizen und Schädlichkeiten ist schon im 2. und 5. Capitel mehrfach erwähnt.

## Schlussbemerkungen.

Die Lehre von der Sensibilität der Muskeln und Sehnen, sowie vom Muskelsinn, wird in der Empfindungslehre, im 3. Bande, die Frage des Muskeltonus bei der Physiologie der Centralorgane, im 2. Bande dieses Handbuches, behandelt.

Die allgemeine Physiologie der glatten Muskeln kann beim jetzigen Standpunct unsrer Kenntniss noch nicht in der Weise behandelt werden wie die der quergestreiften. Gelegentlich sind bei der letzteren einzelne die glatten Muskeln betreffende Dinge erwähnt worden. Der Hauptinhalt unsrer Kenntnisse über die letzteren ist eigentlich mehr specielle Physiologie glattmuskeliger Organe, und es erschien daher am natürlichsten bei dieser, d. h. am Schlusse des 5. Bandes, die glatten Muskeln im Zusammenhange zu betrachten.

## Nachträge.

Zu Seite 20. Der Holzschnitt Fig. 4 hat sich leider während des Drucks etwas nach unten verschoben; erst wenn man ihn um etwa 1 mm. nach oben gerückt denkt, passen die seitlichen Benennungen.

Zu Seite 138. Ueber die paralytischen Undulationen kommen mir nach dem Druck des Obigen neue Mittheilungen von Schiff (Arch. d. scienc. phys. et nat. LXIV. p. 59. 1878) und von S. Mayer (Med. Centralbl. 1878. S. 581) zu Gesicht. Ersterer beobachtete sie auch an den Extremitäten. Letzterer sah sie, wie meine Schüler, durch Curare nicht gestört werden. Beide behaupten, dass sie von der arteriellen Blutzufuhr abhängig sind, was zu der im Text mitgetheilten Beobachtung im Gegensatz stehen würde. Schiff sah sie durch Beimischung von Gallensalzen zum Blute unterdrückt, und erblickt hierin einen Beweis, dass das Blut den Reiz abgebe.

---

1 Vgl. E. Fischer, ebendaselbst S. 365; A. Ewald, Arch. f. d. ges. Physiol. XII S. 529. 1876; Biedermann, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXIV. Sep.-Abdr 1876.

# CHEMIE UND STOFFWECHSEL DER MUSKELN

VON

PROF. DR. OTTO NASSE IN HALLE.

# ERSTES CAPITEL.

# Der chemische Bau der Muskeln.

## Einleitung.

### Die Untersuchung und ihre Fehlerquellen.

Die Untersuchung des chemischen Baus der Muskeln stösst, wie die entsprechende Untersuchung anderer Organe des Thierkörpers, auf grosse, meist noch nicht überwundene Schwierigkeiten, welche in erster Linie darin bestehen, dass nirgends Muskelgewebe allein zu treffen ist, sondern überall mit diesem unzertrennbar sich vereinigt eine Anzahl anderer Gewebe und Organe, Bindegewebe mit elastischem Gewebe und Fett, Nerven, Blut- und Lymphgefässe und der Inhalt der Gefässe. Nur ein geringer Theil dieser für den Muskel als Organ unumgänglich nothwendigen Beimischungen lässt sich auf mechanischem Wege entfernen, die gröberen Bindegewebsmassen, Gefässe u. s. w. mit Messer und Scheere, der Inhalt der Blutgefässe durch Ausspritzen derselben. Man verwendet zum Ausspritzen, seitdem man die Schädlichkeit des destillirten Wassers für den Muskel (zuerst von A. VON HUMBOLDT[1] beobachtet) und ebenso für die meisten anderen Gewebe kennen gelernt hat, eine Chlornatriumlösung von 0,5 bis 0,75 %. Von allen bisher geprüften Lösungen der verschiedensten Stoffe ist dies diejenige, in welcher die Lebenseigenschaften des (Frosch-) Muskels am längsten erhalten bleiben. Ihr nahe kommen Lösungen anderer Natriumsalze, so eine $NaNO_3$-Lösung von 1 %, eine $Na_2SO_4$-Lösung von 1,4 % u. s. w. Natürlich sind die Gefässe nun statt mit Blut mit einer anderen, dem Muskel fremden Flüssigkeit gefüllt, die wiederum in Abrechnung gebracht werden muss, in sehr vielen Fällen aber nicht stört. Wenn es sich um die Aschen-

1 A. VON HUMBOLDT, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser II. S. 222. Posen u. Berlin 1797.

bestandtheile handelt, kann man, du Bois-Reymond's[1] Beispiel folgend, eine verdünnte Rohrzuckerlösung benützen. Die Hauptmasse der fremden Gewebe lässt sich indess von dem Muskel nicht trennen, es kann daher auch nur eine grosse Reihe von Untersuchungen, umfassend Muskeln von verschiedenen Körperstellen desselben Thieres und weiter Muskeln der verschiedensten Thiere, und Vergleich ihrer Ergebnisse mit denen der Untersuchungen der eintretenden Gewebe und Organe allein schliesslich die wichtige Frage entscheiden, welche der gefundenen chemischen Körper wesentliche Bestandtheile des Muskels sind. Nun sollte es scheinen, als würde hierdurch ganz besonders erschwert die Ermittelung der quantitativen Zusammensetzung des Muskels, zumal bezüglich solcher Stoffe, welche wie Wasser, gewisse Eiweisskörper und ganz besonders auch Fett sowohl dem Muskel als den anderen Geweben eigen sind, indess ist die practische Bedeutung dieses Umstandes doch nicht so gross, weil nämlich die Abweichungen in der Zusammensetzung der verschiedenen Muskeln desselben Individuums, der gleichen Muskeln derselben Species in verschiedenen Lebenszuständen und endlich gar der Muskeln verschiedener Thiere weit grösser sind, als die Beimischung einer etwas grösseren oder etwas geringeren Menge der fremden Gewebe bedingen könnte.

Zu den besprochenen anatomischen Schwierigkeiten kommt nun noch eine physiologische. Dieselbe beruht auf der Eigenschaft des Muskels unmittelbar nach seiner Entfernung aus dem Organismus rascher oder langsamer eine eingreifende chemische Veränderung zu erleiden, bei der manche Stoffe sogar verschwinden und neue auftreten. Die aus dem jeweiligen Stande der Wissenschaft zu erklärende Nichtbeachtung dieses Verhaltens nimmt den meisten, oft sehr mühevollen Untersuchungen der früheren Zeit einen grossen Theil ihres Werthes, aber auch die genaueste Kenntniss der Vorgänge in dem ausgeschnittenen Muskel lässt sie nicht ganz vermeiden, so dass, da die verschiedenen gefundenen Thatsachen verschiedene Interpretationen gestatten, auch hier wieder Unsicherheiten bestehen bleiben. Im Einzelnen wird sich zeigen, auf welche Weise man gesucht hat die Untersuchung des Muskels „frisch im Sinne des Physiologen“ (du Bois-Reymond) auszuführen.

Endlich fehlen auch nicht technische Schwierigkeiten: es sind die Mittel und Wege noch nicht gefunden aus einem so complicirten Gemische in chemischem Sinne, wie es der Muskel ist, mit der nö-

---

1 E. du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288.

thigen Schärfe die einzelnen Bestandtheile zu isoliren und ihrer Menge nach zu bestimmen.

Trotz alledem muss und kann man schon den Versuch wagen zu unterscheiden die Bestandtheile des frischen ruhenden und geruhten Muskels von denen des thätig gewesenen und des todtenstarren, und den Stoffwechsel des ruhenden Muskels dem des thätigen gegenüber zu stellen.

## I. Der frische ruhende Muskel.

Im frischen Muskel einschliesslich der zu dem eigentlichen Muskelgewebe hinzutretenden und nicht von ihm zu trennenden Gewebe sind folgende Stoffe nachgewiesen:

A. organische und zwar 1. stickstoffhaltige; hierunter eine Anzahl von Eiweisskörpern und diesen nahe verwandte Stoffe wie Haemoglobin, Elastin, Collagen, dann Abkömmlinge der Eiweisskörper: Kreatin und Kreatinin, Carnin, Hypoxanthin, Xanthin, Harnsäure, Harnstoff, Inosinsäure, Taurin, Lecithin, sowie Fermente; 2. stickstofffreie: Kohlehydrate: Glykogen und Inosit, und Fette; B. anorganische: Wasser, sogenannte Aschenbestandtheile oder Salze und Gase.

Der eingehenden Besprechung dieser Stoffe in der angegebenen Reihenfolge ist eine kurze Bemerkung über die Reaction des frischen Muskels vorauszuschicken. Im Gegensatz zu den Angaben der meisten Chemiker und Physiologen erklärten schon Enderlin[1] und von Bibra[2] den frischen Muskel für neutral, sogar schwach alkalisch, keinenfalls aber sauer reagirend, eine endgültige Entscheidung wurde aber erst von du Bois-Reymond[3] herbeigeführt, sowohl durch Anwendung von einwurfsfreien Methoden unter Vermeidung der Fehlerquellen (Entfernung des alkalisch reagirenden Inhaltes der Blut- und Lymphgefässe durch Ausspritzen der Gefässe mit Rohrzuckerlösung), als auch durch eingehendes Studium der Bedingungen, unter welchen sich die Reaction ändert. du Bois fasst das Resultat seiner Untersuchungen dahin zusammen, „dass überhaupt in den frischen Muskeln gar keine durch die Reaction auf Lakmus nachweisbare freie Säure vorhanden ist.“ Die neutrale Reaction, welche man später, weil sowohl der rothe wie der blaue Farbstoff verändert nämlich

1 Enderlin, Ann. d. Chem. u. Pharm. L. S. 64. 1844.
2 E. von Bibra, Arch. f. physiol. Heilk. IV. S. 536. 1845.
3 E. du Bois-Reymond, Fortschritte der Physik in den J. 1850 u. 1851 S. VII. Berlin 1855; De fibrae muscularis reactione etc. Berolini 1859; Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288; auch du Bois-Reymond, Ges. Abh. II. S. 3. Berlin 1877.

violett gefärbt wird, auch amphichromatische (HEIDENHAIN[1]) oder amphotere (HEINTZ[2]) Reaction genannt hat, kommt, wie es scheint, allen frischen Muskeln zu, so insbesondere auch dem menschlichen Muskel (briefliche Mittheilung von BENCE JONES an DU BOIS) und den Muskeln der Wirbellosen, so des Krebses und der Teichmuschel (BERNSTEIN[3]). Einzig das Herz kann auch in ganz frischem Zustand, wie KÜHNE[4] zuerst beobachtet und VOIT[5] bestätigt hat, sauer reagiren. Ein „ruhendes" Herz ist übrigens noch nicht untersucht worden.

### *Die Eiweisskörper.*

Die Eiweisskörper des Muskels sind theils gelöst, theils ungelöst. KÜHNE[6] hat gelehrt beide Gruppen von einander zu trennen mit Umgehung der bei den früheren Bemühungen ein Muskelplasma, wie KÜHNE es nennt, von den ungelösten Theilen zu scheiden stets gemachten Fehlern. Einestheils war unterlassen das Blut aus den Gefässen zu entfernen, anderntheils, und das ist die Hauptsache, war die Veränderung, welche auch noch so sorgfältig abgelöste Muskeln bei der mechanischen Misshandlung des Auspressens erleiden, nicht beachtet, oder wenn sie beachtet war, jedenfalls nicht vermieden. Man erhält, wenn man Muskeln ohne Weiteres der Presse übergibt, stets nur eine ganz geringe Menge von Flüssigkeit, und bleibt vollständig im Unklaren darüber, ob nicht in dem Presskuchen ursprünglich gelöste Theile zurückgeblieben, der Flüssigkeit dagegen Zersetzungsproducte beigemischt sind. KÜHNE's Methode möglichst unverändertes Muskelplasma und dazu in grösserer Menge zu gewinnen, stützt sich auf die Thatsache, dass bei —7 bis —10° C. zum Gefrieren gebrachte Froschmuskeln nach dem Aufthauen noch erregbar, während des Gefrorenseins aber vollkommen reizlos sind, und so die durchaus nöthige Zerkleinerung gestatten. Man thut hierbei wohl eine Bemerkung von L. HERMANN[7] zu berücksichtigen und die Muskeln nur ganz allmählich auf die niedere Temperatur zu bringen, um der Störung durch die bei raschem Gefrieren unver-

1 HEIDENHAIN, Mechanische Leistung etc. bei der Muskelthätigkeit S. 153. Leipzig 1864.
2 HEINTZ, Journ. f. pract. Chemie VII. S. 374. 1872.
3 J. BERNSTEIN, De animalium evertebratorum musculis nonnulla. Dissert. Berolini 1862.
4 Briefliche Mittheilung an DU BOIS-REYMOND, in dessen oben citirter Arbeit angeführt.
5 VOIT, Ztschr. f. Biologie IV. S. 77. 1868.
6 W. KÜHNE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 748; Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 493; Untersuchungen über das Protoplasma etc. Leipzig 1864; Lehrb. d. physiol. Chemie S. 270. Leipzig 1866.
7 L. HERMANN. Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 189. 1871.

meidlichen Zuckungen der Muskeln und die allzu schnell eintretenden Veränderungen der aufgethauten Masse zu entgehen. Aus den fest gefrorenen Muskeln, mit kalt gehaltenen Messern in Scheiben zerschnitten und in einem ebenfalls stark gekühlten Mörser vorsichtig zerrieben, bereitete KÜHNE ein schneeartiges Pulver, das schon bei —3° C. zu einer syrupartigen Flüssigkeit aufthaute, die schwer zu filtriren war. Das Filtrat, schwach gelblich gefärbt, etwas opalescirend, syrupös, reagirte deutlich alkalisch, und gerann (wie auch die unfiltrirte Masse selbst) spontan, sehr langsam bei 0° C., in unmessbar kurzer Zeit bei 40° C., dem Temperaturoptimum, zu einem festen, durchsichtigen, später trüblich werdenden Kuchen, der nach einiger Zeit saure Reaction zeigte, und eine geringe Menge einer opalescirenden sauren Flüssigkeit — Muskelserum — auspresste. Ein Tropfen des Plasmas in Wasser gebracht, bildete eine weisse undurchsichtige Kugel, wurde auch in Kalilauge und Salzsäure von 0,1 % sogleich fest, um sich jedoch beim Untersinken wieder aufzulösen. In ähnlicher Weise verhielt sich das Plasma auch zu 10 % Kochsalzlösung. Um eine grössere Menge von Plasma zu erhalten mischte KÜHNE endlich dem Muskelschnee Chlornatrium und reinen Schnee im Gewichtsverhältniss von 1 zu 100 bei. Das nun mit einer 1 % Kochsalzlösung verdünnte Muskelplasma verhielt sich wesentlich wie das unverdünnte, nur stellte sich die Gerinnung später ein und das Gerinnsel war lockerer und zerreisslicher.

Durch die Gerinnung tritt also im Muskelplasma eine ähnliche Trennung ein wie im Blutplasma. Die ausgeschiedene Substanz nennt KÜHNE Myosin.

Das Myosin, auch aus den Muskeln von Warmblütern dargestellt und wahrscheinlich aus allen muskulösen Gebilden zu gewinnen, ist seiner Elementarzusammensetzung nach unbekannt, durch seine Reactionen aber hinreichend als Eiweisskörper gekennzeichnet. Nach genügendem Auswaschen, am leichtesten durch Eintröpfeln von Plasma in destillirtes Wasser zu bewerkstelligen, zeigt sich das Myosin von neutraler Reaction, unlöslich in Wasser und Alkohol, sehr leicht löslich in Kochsalzlösungen von 5—10 %, aus diesen Lösungen, wie schon DENIS[1] nachgewiesen hat, durch gepulvertes Chlornatrium wieder ausfällbar und zwar mit unveränderten Eigenschaften. Verdünnte Kali- oder Natronlauge und Salzsäure aber lösen nicht einfach das Myosin, sondern verwandeln es in Alkalialbuminat und Acidalbuminat, letzteres nach KÜHNE's Vorgang jetzt meist Syntonin genannt.

1 DENIS, Nouvelles études chimiques, physiologiques et médicales sur les substances albuminoïdes. Paris 1856.

So ist ein solches Myosin-Salzsäure-Syntonin vermischt mit den Syntoninen der anderen Eiweisskörper des Muskels schon von der älteren Chemie, insbesondere von LIEBIG[1] und dann von LEHMANN[2] u. A. aus frischen sowohl wie aus starren Muskeln gewonnen, und ohne Weiteres mit der contractilen Substanz identificirt worden, bis KÜHNE den Nachweis erbrachte, dass sich Syntonine oder Acidalbuminate aus allen Eiweisskörpern darstellen lassen. Nur die Schnelligkeit des Uebergangs in Syntonine zeichnet die Eiweisskörper des Muskels und speciell auch das Myosin aus. Wird Myosin gekocht, sei es in Lösung, sei es ausgeschieden und etwa in Wasser vertheilt, so gerinnt es noch einmal und hat dann nur mehr die Eigenschaften aller durch Siedehitze bei Gegenwart von Wasser coagulirter Eiweisskörper. Von dem Blutfibrin unterscheiden die erwähnten Eigenschaften das Myosin bereits ganz bestimmt; dazu kommt noch, dass das Myosingerinnsel nie so fest ist wie ein Fibringerinnsel, und dass Myosin in einer Lösung von kohlensaurem Kali fest wird, Fibrin dagegen sich löst. Gemeinsam beiden Stoffen ist die Fähigkeit Wasserstoffhyperoxyd zu zersetzen (KÜHNE[3]).

Das Vorkommen von Myosin bildenden Körpern, mit dem eigentlichen Myosin wohl in die Gruppe der Globuline gehörig, ist nicht auf die contractilen Gewebe beschränkt. So haben BRUNS[4] aus der Hornhaut, SCHWEIGGER-SEIDEL[5] aus Hornhaut und Sehnen von Warm- und Kaltblütern durch Maceriren mit 10 % Kochsalzlösung Eiweisslösungen erhalten, die sich in jeder Beziehung wie Chlornatrium-Myosinlösungen verhielten. Als den Sitz dieses Stoffes bezeichnete BRUNS die contractilen Hornhautkörperchen, SCHWEIGGER-SEIDEL indess nach sorgfältiger mikroskopischer Verfolgung der Einwirkung der Kochsalzlösung die interfibrilläre Substanz der Hornhaut wie der Sehnen. Auch in den Blutkörperchen findet sich nach HEYNSIUS[6] eine Substanz mit ähnlichen Reactionen. Eine spontan gerinnende Flüssigkeit ist indess in allen diesen Fällen noch nicht dargestellt worden.

Das Muskelserum, gewonnen durch Auspressen von rasch aber vollkommen geronnenem Muskelplasma, oder mit Wasser verdünnt durch Eintropfen von Muskelplasma in destillirtes Wasser und

---

1 LIEBIG, Ann. d. Chem. u. Pharm. LXII. S. 257. 1847.
2 C. G. LEHMANN, Lehrb. d. physiol. Chemie III. S. 71. Leipzig 1851.
3 W. KÜHNE, Lehrb. d. physiol. Chemie S. 275. Leipzig 1866.
4 BRUNS, Hoppe-Seyler's med.-chem. Untersuchungen Heft 2 S. 260. Berlin 1867.
5 SCHWEIGGER-SEIDEL, Arbeiten a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig IV. S. 121. Leipzig 1870.
6 HEYNSIUS, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 404. 1870.

Filtriren reagirt anfangs neutral wird aber schnell sauer. Kühne unterscheidet darin drei Eiweissarten. Die erste, welche der Abkürzung wegen in Folgendem Musculin heissen mag, zeichnet sich dadurch aus, dass sie unabhängig von der Reaction des Serums bei einer ganz bestimmten Temperatur ausfällt, und zwar bei 45° C. aus dem Muskelserum von Kaltblütern (Fröschen), bei 50—55° C. aus dem von Warmblütern, und ohne Beimischung anderer Eiweisskörper isolirt werden kann, wenn man die entstehende Säure bei der zunehmenden Erwärmung fortwährend neutralisirt. In Salzlösungen ist das Musculin unlöslich. Zweitens enthält das Muskelserum Alkalialbuminat, schon von Lehmann[1] erwähnt, dessen Fällungstemperatur sinkt mit Zunahme der Säure. Diese Thatsache erklärt die in früherer Zeit wiederholt u. A. von Schlossberger[2] und von Baumhauer[3] beobachteten verschiedenen, oft auffallend niedrigen Gerinnungstemperaturen des Saftes todter d. i. saurer Muskeln. Die dritte Eiweissart endlich, an Menge die beiden ersten überwiegend, sicher zu einem, wenn auch kleinem Theile aus den accessorischen Geweben des Muskels stammend ist lösliches Eiweiss, so weit man es kennt, von Serumeiweiss nicht verschieden.

Die auffallende Aehnlichkeit der Myosingerinnung mit der Fibringerinnung erstreckt sich, wie Kühne nachweist, sogar bis auf Einzelheiten; fibrinoplastische Substanz aus dem Blute der gleichen Thierart, gefrorene und wieder aufgethaute Blutkörperchen beschleunigen die Gerinnung des Muskelplasmas, wie umgekehrt die Gerinnung fibrinogener Substanz beschleunigt wird durch Zusatz von Muskelplasma. Weiter lässt sich durch Lösen des einmal geronnenen Myosins oder Fibrins niemals wieder eine spontan gerinnende Flüssigkeit gewinnen, und endlich (O. Nasse[4]) hemmen Kaliumsalze schon in geringer Menge beide Gerinnungen. Wie die Fibringerinnung wird daher auch die Myosingerinnung als ein fermentativer Vorgang aufgefasst werden dürfen. Eingehendere Untersuchungen fehlen indess noch.

Die ungelösten Eiweisskörper der Muskelfaser, weil von den übrigen ungelösten Theilen des Muskels nicht ohne eingreifende Mittel zu trennen, sind weit weniger bekannt. Nächst den Kernen, welche ungelöste Eiweissstoffe von unbekannter Natur enthalten und sicher auch Nucleïn, wären hier die sarcous elements in Betracht zu

---

1 C. G. Lehmann, Lehrb. d. physiol. Chemie III. S. 89. Leipzig 1851.
2 Schlossberger, Vergleich. Unters. über das Fleisch verschiedener Thiere S. 36. Stuttgart 1840.
3 Mulder u. von Baumhauer, Ann. d. Chem. u. Pharm. XLVII. S. 322. 1843.
4 Nicht veröffentlichte Beobachtung.

ziehen. Auf die Eiweissnatur der sarcous elements schliesst man aus ihren meist von Brücke[1] festgestellten Eigenschaften: sie werden verändert, d. h. verlieren ihre doppelbrechenden Eigenschaften durch die meisten Agentien, welche die Eiweisskörper eingreifend verändern, durch Säuren und Alkalien, sowie durch Siedehitze, durch letztere freilich weniger rasch und vollständig. Ferner will Plósz[2] aus Muskelfasern, welche durch Behandeln mit Kochsalzlösung von Myosin vollkommen befreit waren, unter Verschwinden der Doppelbrechung durch verdünnte Salzsäure Syntonin, durch kohlensaures Natron Alkalialbuminat gewonnen haben. Auffallend ist indess, dass die sarcous elements durch Alkohol gar nicht verändert zu werden scheinen, während alle sonst bekannten Eiweisskörper, wenn sie überhaupt in Alkohol unlöslich sind, durch denselben nach einiger Zeit in geronnene umgewandelt werden grade wie durch Siedehitze. Aehnlich ist es mit der Salicylsäure, welche eiweisscoagulirend wirkt, dem Muskel das Vermögen der Doppelbrechung aber nicht raubt (O. Nasse[3]). Nimmt man hinzu, dass von Plósz der Beweis für vollkommene Entfernung des Myosins keineswegs geliefert ist, dieselbe überhaupt sehr schwierig, wenn nicht gar unmöglich ist (s. u. Hermann), so werden die Zweifel an der Eiweissnatur der sarcous elements nicht unberechtigt erscheinen. Vielleicht könnte man mit Plósz an eine Verbindung von Eiweiss mit einem anderen Körper denken, welche nicht durch Salze, wohl aber durch Säuren und Alkalien gelöst wird. —

Der Gesammteiweissgehalt der Muskeln schwankt bei verschiedenen Thieren und an den verschiedenen Körperstellen bei demselben Thiere zwischen ungefähr 16 bis 20 Prozent. Sehr viel geringere Werthe finden sich für fette Fleischarten angegeben; bei den betreffenden Analysen ist aber das nicht zur Muskelsubstanz gehörende Fett entweder absichtlich nicht entfernt worden, oder hat sich nicht entfernen lassen. Ueber das Mengenverhältniss der einzelnen Eiweissstoffe zu einander ist gar nichts bekannt. Hermann's[4] Versuche aus fein zerriebenen Muskeln mit 10procentiger Kochsalzlösung das Myosin zu extrahiren und so dessen Menge zu ermitteln, scheiterten daran, dass noch lange bevor die Muskeln erschöpft waren eine eigenthümliche Fäulniss mit käseartigem Geruch sich einstellte, welche die Arbeit abzubrechen zwang.

---

1 E. Brücke, Unters. über den Bau der Muskelfasern. Wien 1858. Sep.-Abdr. aus den Denkschriften d. Wiener Acad., mathem.-naturwiss. Cl. XV.

2 Plósz, Hoppe-Seyler's med.-chem. Untersuchungen Heft 4 S. 510. Berlin 1871.

3 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. XVII. S. 282. 1878.

4 L. Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln etc. S. [illegible]. Berlin 1867.

*Haemoglobin.*

Von dem rothen Farbstoffe der Muskeln, der wie die meisten der im Folgenden zu besprechenden Substanzen mit Ausnahme des Elastins, Collagens und eines Theiles des Fettes in der Muskelfaser gelöst ist und in das Plasma übergeht, vermuthete schon HENLE[1] auf Grund des Wechsels von stärker und von weniger stark gefärbten Muskeln bei Vögeln und des gelblichen Schimmers der isolirten Muskelfasern, dass er dem Muskel als solchem angehörte, und weiter auf Grund des Verhaltens an der Luft (heller werden) und in Schwefelwasserstoff (dunkler werden), dass derselbe mit dem Blutroth identisch oder wenigstens verwandt wäre. Dieser Auffassung schlossen sich SIMON[2], VON BIBRA[3] und KÖLLIKER[4] an. Der förmliche Beweis für die Identität des rothen Muskelfarbstoffes mit Haemoglobin ist indess erst von KÜHNE[5] geliefert durch genaue spectroskopische Prüfung dünner, vollkommen blutfrei gemachter Muskeln (Zwerchfell) und der wässrigen Auszüge blutfreier Muskeln, sowie der Darstellung von Haeminkrystallen.

Was das Vorkommen des Haemoglobins angeht, so sind bei den Warmblütern die Muskeln fast alle roth, die farblosen die Ausnahme, während bei den Kaltblütern umgekehrt die rothen Muskeln die Ausnahme bilden, in vielen Fällen einzig der Herzmuskel gefärbt ist. Weiter kennt man aber auch in der Reihe der Wirbellosen rothgefärbte Muskeln, es sind von LEBERT[6] im Pharynx von Buccinum, später von LEYDIG[7] in den Kauorganen von verschiedenen Mollusken solche gefunden, und auch dieser Farbstoff ist nach LANKESTER's[8] Angaben identisch mit Haemoglobin.

Man wird wohl nach alledem nicht an ein Eintreten des Blutfarbstoffes in den Muskel, wie dies wiederholt geschehen ist, sondern an eine Entwicklung an Ort und Stelle zu denken haben. Bei näherem Eingehen auf diese Frage dürfte wohl die Thatsache Beachtung finden müssen, dass der rothe Farbstoff in den anfangs fast farblosen Muskeln der Kälber in einer ganz bestimmten Periode, dem Uebergang von Milchnahrung zu Grünfutter, auftritt. Das Studium der Bildung des Haemoglobins im Muskel, zu dessen wesentlichen Bestandtheilen es natürlich nicht zu rechnen ist, bietet übrigens kein allzu grosses

1 HENLE, Allg. Anatomie des menschl. Körpers S. 587. Leipzig 1841.
2 SIMON, Handb. d. angewandten med. Chemie II. S. 524. Leipzig 1842.
3 E. VON BIBRA, Arch. f. physiol. Heilk. IV. S. 536. 1845.
4 KÖLLIKER, Mikroskop. Anat. II. S. 248. Leipzig 1850.
5 W. KÜHNE, Arch. f. pathol. Anat. XXXIII. S. 79. 1865.
6 LEBERT, Ann. d. sc. natur. 3 série. XIII. p. 170. 1850.
7 LEYDIG, Lehrb. d. Histologie S. 137. Frankfurt a. M. 1857.
8 LANKESTER, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 315. 1871.

physiologisches Interesse, um so weniger, als sich durch die Untersuchung von E. Meyer[1] herausgestellt hat, dass Ranvier's[2] Entdeckung keine allgemeine Bedeutung hat, nämlich dass weder dieselben anatomischen Eigenschaften (Lage der Muskelkerne, Form der Capillaren), noch dieselben physiologischen (Schnelligkeit und Dauer der Contraction) allen gleichgefärbten Muskeln eines Thieres zukommen.

Von den Eigenschaften andrer Farbstoffe der Muskeln, wie des röthlich gelben des Lachses (Valenciennes & Fremy[3]) und des gelbbraunen in den Brustmuskeln stark fliegender Insecten (Leydig[4]) ist zur Zeit so gut wie gar Nichts ermittelt.

*Elastin und Collagen.*

Das elastische Gewebe, das sich in dem Muskel als Organ findet, gehört zum grössten Theil, wenn nicht ausschliesslich nicht dem Muskelgewebe, sondern dem Bindegewebe und den Gefässen an. Eine Zeit lang hat man das Sarcolemma als aus elastischem Gewebe bestehend angesehen, doch ist man von dieser Ansicht abgegangen, weil niemals elastisches Gewebe, wohl aber das leimgebende Gewebe sich in verdünnten Säuren und den Verdauungssäften so löslich zeigt, wie das Sarcolemma. Besteht nun das Sarcolemma wirklich aus leimgebendem Gewebe, so tritt hier die Schwierigkeit ein zu bestimmen, welcher Theil des im Muskel gefundenen Collagens zu den wesentlichen Bestandtheilen des Muskels gerechnet werden soll. Streng genommen würden sich die feineren, Sarcolemma genannten bindegewebigen Häute, welche nur contractile Substanz umschliessen, offenbar gar nicht unterscheiden von den gröberen Häuten, die eine Anzahl von Muskelfasern zu kleineren und grösseren Gruppen vereinigen.

*Kreatin und Kreatinin.*

Kreatin $C_4H_9N_3O_2$ als Methylguanidinessigsäure

$$\begin{array}{l} N \begin{array}{l} -CH_2 \\ -CH_2.COOH \end{array} \\ | \\ CNH \\ | \\ NH_2 \end{array}$$

erkannt, neutral reagirend, mit Barytwasser gekocht in Sarkosin (Methylamidoessigsäure), Harnstoff und Methylhydantoin zerfallend, durch längeres Kochen mit Wasser und noch leichter mit verdünnten Säuren unter Wasserabgabe in Kreatinin

1 E. Meyer, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 217.
2 Ranvier, Traité technique d'histologie p. 466. Paris 1875.
3 Valenciennes & Frémy, Compt. rend. XLI. p. 738. 1855.
4 Leydig, Lehrb. d. Histologie S. 137. Frankfurt a. M. 1857.

$C_4H_7N_3O$ übergehend, ist 1835 von CHEVREUL[1] entdeckt, von LIEBIG[2] aber erst analysirt worden. Wie aus einer sehr bedeutenden Reihe von Untersuchungen des Fleisches des Menschen und der verschiedensten Thiere zu schliessen ist, ist das Kreatin constanter Bestandtheil des contractilen Gewebes der Wirbelthiere wie der Wirbellosen, übrigens in seinem Vorkommen nicht auf den Muskel beschränkt, sondern auch in vielen anderen Geweben und Organen zu treffen.

Kreatinin war eine Zeit lang aus der Reihe der Muskelbestandtheile gestrichen worden, nachdem NEUBAUER[3] gezeigt hatte, dass die chemischen Operationen, hauptsächlich das lange Eindampfen der meist sauren Kreatinlösungen aus den Muskeln zur nachträglichen Bildung von Kreatinin Anlass geben können. Bei vorsichtiger Arbeit hatte dann auch NEUBAUER und ebenso nach ihm NAWROCKI[4] nur Kreatin gefunden, C. VOIT[5] will indes für einzelne Fälle das Kreatinin, wenn auch nur in äusserst kleinen Mengen, als präformirt gelten lassen. Die älteren Angaben der physiologischen Chemie wären nun durch Umrechnung des Kreatinins auf Kreatin immer noch zu verwerthen gewesen, litten sie nicht noch an einem anderen, viel wichtigerem, nicht corrigirbarem, von VOIT entdeckten Fehler, der in dem rascheren oder langsameren fäulnissartigen Verschwinden des Kreatins in dem ausgeschnittenen Muskel liegt. Es muss also auch hier der Muskel ganz frisch untersucht, jede mögliche Zersetzung sofort nach Entfernen des Muskels aus dem Körper durch Erhitzen desselben, Brühen, unmöglich gemacht werden. Das ist aber nicht geschehen, die zeitlichen Verhältnisse sind überhaupt nicht angegeben, und somit sind alle Schlüsse, welche aus den früheren quantitativen Bestimmungen gezogen waren, ganz unsicher.

Nach den vorwurfsfreien Methoden untersucht beträgt der Kreatingehalt in den frischen Muskeln vom

| | |
|---|---|
| Frosch | 0,21—0,35 |
| Fuchs | 0,2064—0,2373 |
| Rind | 0,2198—0,2763 |
| Hund | 0,2231—0,2479 |
| Pferd | 0,1171—0,2160 |
| Kaninchen | 0,2693—0,3361 |
| Mensch | 0,282—0,3016 % (VOIT). |

Aus diesen Zahlen zieht VOIT den Schluss, dass die Unterschiede

1 CHEVREUL, Journ. d. pharm. XXI. p. 231. 1835.
2 J. v. LIEBIG, Ann. d. Chem. u. Pharm. LXII. S. 257. 1847.
3 NEUBAUER, Ztschr. f. analyt. Chemie II. S. 22. 1863.
4 NAWROCKI, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1865. S. 417 und Ztschr. f. analyt. Chemie II. S. 330. 1865.
5 VOIT, Ztschr. f. Biologie IV. S. 77. 1868.

bei den verschiedenen Thierspecies nicht grösser seien als bei den Individuen der gleichen Species. Die Gründe für die Schwankungen bei den letzteren sind nicht bekannt.

Für die verschiedenen Muskeln desselben Thieres (Huhn) hat SCZELKOW[1] einen ungleichen Kreatingehalt angegeben, von NAWROCKI[2] aber wird grade für das Huhn ein solcher Unterschied bestritten. Entsprechende Untersuchungen an anderen Thieren liegen nicht vor; nur das Herz hat VOIT mit den Muskeln der Extremitäten verglichen und entgegen den freilich auf falscher Basis ruhenden Daten von LIEBIG in demselben stets weniger Kreatin gefunden als in den willkürlichen Muskeln.

### *Carnin.*

Carnin $C_7 H_8 N_4 O_2$ von WEIDEL[3] entdeckt, kreideweisse krystallinische Massen bildend, in wässriger Lösung neutral reagirend, wird durch Bromwasser in bromwasserstoffsaures Hypoxanthin übergeführt unter Abspaltung von Brommethyl und Kohlensäure $C_7 H_8 N_4 N_3 + 2 Br = C_5 H_4 N_4 O . HBr + CH_3 Br + CO_2$, ist daher vielleicht als Vorstufe von Hypoxanthin zu betrachten. Es ist bis jetzt nur ein einziges Mal und zwar in amerikanischem Fleischextract gefunden, übrigens auch nicht weiter gesucht worden.

### *Hypoxanthin.*

Hypoxanthin $C_5H_4N_4O$ durch reducirende Agentien aus Harnsäure zu bilden, bei Behandlung mit Salpetersäure, unter Aufnahme von Sauerstoff in Xanthin übergehend, ist von SCHERER[4] zuerst in der Milz, dann im Herzmuskel gefunden worden. Weiter isolirte STRECKER[5] aus den willkürlichen Muskeln verschiedener Thiere eine Substanz, die er anfänglich als eine neue Substanz unter dem Namen Sarkin beschrieb, bis er sich von der Identität derselben mit SCHERER's Hypoxanthin überzeugte.[6] Mit dem von STRECKER für das Ochsenfleisch auf 0,0222 % bestimmten Gehalt an Hypoxanthin stimmen die von NEUBAUER[7] für das Fleisch von Rindern (0,0221) und Kaninchen (0,0266) gelieferten Zahlen gut überein. Das Vorkommen des Hypoxanthins ist nicht auf den Muskel beschränkt.

---

1 SCZELKOW, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. S. 481.
2 NAWROCKI, ibid. S. 625.
3 WEIDEL, Ann. d. Chem. u. Pharm. CLVIII. S. 353. 1871.
4 SCHERER, ibid. LXXIII. S. 328. 1862.
5 STRECKER, ibid. CII. S. 214. 1857.
6 STRECKER, ibid. CVIII. S. 129. 1858.
7 NEUBAUER, Ztschr. f. analyt. Chemie VI. S. 33. 1867.

### *Xanthin.*

Xanthin $C_5H_4N_4O_2$ von MARCET[1] im thierischen Organismus entdeckt, wurde von SCHERER[2] in verschiedenen Fleischarten gefunden, seine Menge im frischen Muskel des Pferdes zu 0,0026% bestimmt. Der Nachweis dieses Körpers ist nicht leicht, negativen Angaben über sein Vorkommen ist daher nicht unbedingt Glauben zu schenken. Man kann somit einstweilen annehmen, dass Xanthin constanter Bestandtheil der Muskeln ist. Wie das Hypoxanthin findet sich das Xanthin ausser in den Muskeln in vielen anderen Organen des Thierkörpers.

### *Harnsäure.*

Ob die Harnsäure $C_5H_4N_4O_3$, das nächst höhere Oxydationsproduct des Xanthins, normaler Muskelbestandtheil ist, lässt sich einstweilen nicht sagen. LIEBIG[3] erhielt, trotzdem er sich die grösste Mühe gab Harnsäure nachzuweisen, nur ein Mal eine schwache Murexidreaction, MEISSNER[4] fand im Hühnerfleisch nur eine verschwindend kleine Menge Harnsäure. In Betreff der von PAGENSTECHER[5] in den Cadavern von Alligatoren gesehenen grösseren Menge von Harnsäure, ist MEISSNER's Bedenken, dass es sich vielleicht um kranke Thiere gehandelt habe, nicht ganz unberechtigt. Möglicher Weise ist Harnsäure aber überhaupt nur bei denjenigen Thieren Bestandtheil der Muskeln, bei welchen der Stickstoff wesentlich in Form von Harnsäure den Körper verlässt.

### *Harnstoff.*

Das Vorkommen von Harnstoff in den Muskeln war von LIEBIG[6] bestritten worden, STAEDELER[7] fand die Muskeln von Raja clavatus und verschiedener Torpedoarten reich an Harnstoff, doch wurde diesen einzeln stehenden Thatsachen keine Bedeutung beigelegt. Erst in allerneuster Zeit mehren sich die Stimmen für eine regelmässige Anwesenheit und Bildung des Harnstoffs in den Muskeln. So sahen OWSJANNIKOW & ISTOMIN[8] bei künstlicher Durchblutung des Hundemuskels das ausströmende Blut reicher an Harnstoff als das ein-

1 MARCET, Essay on the chemical history etc. London 1819.
2 SCHERER, Ann. d. Chem. u. Pharm. CVII. S. 314. 1858.
3 J. v. LIEBIG, ibid. LXII. S. 257. 1847.
4 MEISSNER, Ztschr. f. rat. Med. XXXI. S. 144. 1868.
5 PAGENSTECHER, Verh. d. naturhist. Vereins zu Heidelberg III. S. 129. 1868.
6 LIEBIG, Ann. d. Chem. u. Pharm. LXII. S. 257. 1847.
7 STAEDELER, Journ. f. prakt. Chemie LXXVI. S. 58. 1858.
8 OWSJANNIKOW & ISTOMIN, Arb. d. Petersburger Gesellsch. d. Naturforscher. Sitzung d. zoolog. Abtheil. vom 28. Febr. 1876, citirt nach Jahresber. von HOFMANN & SCHWALBE.

strömende, und hat P. PICARD [1] den Harnstoff aus den Muskeln des Hundes und des Kaninchens auch isolirt. Die meisten Muskeln des Kaninchens enthalten bis über 3 ‰ Harnstoff.

*Inosinsäure.*

Eine Substanz mit Säurenatur von der Zusammensetzung $C_{10}H_7N_2O_{11}$, sonst weiter gar nicht bekannt, ist von LIEBIG [2] aus dem Muskeldecoct isolirt und seitdem in den Muskeln verschiedener Warmblüter gefunden worden, so von GREGORY [3] und MEISSNER [4] bei dem Huhn, von CREITE [5] bei Ente, Gans, Taube, Kaninchen und Katze. Die Menge ist stets nur gering, nach CREITE enthalten die Muskeln des Huhnes 0,005—0,008 %, der Ente 0,26 % inosinsauren Baryt. Die Isolirung der Inosinsäure ist so schwer, dass Angaben über das Fehlen derselben nicht als endgültig entscheidend angesehen werden dürfen, die Frage ob Inosinsäure allgemeiner Muskelbestandtheil ist, also offen bleibt. MEISSNER hat bei Hühnern einen Einfluss der Ernährungsweise auf die Menge der Inosinsäure constatirt: es war dieselbe bei Fütterung mit Gerste zehnmal grösser als bei Fleischfütterung.

*Taurin.*

Taurin $C_2H_7NSO_3$ (Amidoaethylsulfonsäure), nach VALENCIENNES und FRÉMY [6] Bestandtheil der Muskeln der Mollusken, scheint auch in dem Fleisch der höheren Thiere häufig vorzukommen, so hauptsächlich im Fleisch des Pferdes (LIMPRICHT [7], JACOBSEN [8]) und in dem von Fischen (LIMPRICHT [9]). Die Muskeln des Delphins sind nach JACOBSEN frei von Taurin.

*Lecithin.*

Lecithin ist in kleinen Mengen im Muskel von DIACONOW [10] gefunden worden, wie früher schon von VALENCIENNES und FRÉMY, ein Zersetzungsproduct des Lecithins, die Glycerinphosphorsäure. Ob das Lecithin dem Muskel selbst angehört, oder nur den intermuskulären Nerven, ist nicht entschieden, doch ist das erstere bei der

1 P. PICARD, Compt. rend. LXXXVII. No. 15 u. 25. 1878.
2 J. v. LIEBIG, Ann. d. Chem. u. Pharm. LXII. S. 257. 1847.
3 GREGORY, ibid. LXIV. S. 106. 1847.
4 MEISSNER, Ztschr. f. rat. Med. XXXI. S. 144. 1868.
5 CREITE, ibid. XXXVI. S. 195. 1869.
6 VALENCIENNES et FRÉMY, Cosmos 1855. 16. Nov.
7 LIMPRICHT, Ann. d. Chem. u. Pharm. CXXXIII. S. 293. 1865.
8 JACOBSEN, ibid. CLVII. S. 227. 1871.
9 LIMPRICHT, ibid. CXXVII. S. 185. 1863.
10 DIACONOW, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 674.

grossen Verbreitung des Lecithins in den verschiedensten Gewebstheilen keineswegs unwahrscheinlich.

*Fermente.*

Der Reichthum des Muskels an löslichen Fermenten oder Enzymen (KÜHNE[1]) ist schon an der starken Zersetzung des Wasserstoffhyperoxyds durch Muskelsubstanz zu erkennen. Ist die Trennung und Isolirung der einzelnen Fermente auch noch nicht gelungen, und gar ein eingehendes Studium derselben noch nicht möglich gewesen, so lässt sich doch schon eine Reihe von Fermenten mit grosser Wahrscheinlichkeit unterscheiden und zwar Fermente für Eiweisskörper und für Kohlehydrate.

Unter den Fermenten für Eiweisskörper ist zuerst, weil am besten bekannt, das Pepsin zu nennen. Die Aehnlichkeit zwischen der Auflösung des Fleisches in sehr verdünnter Salzsäure mit dem Verdauungsprozess bewog BRÜCKE[2] im Fleischsafte noch Pepsin zu suchen, und es gelang ihm auch mittelst der bei der Magenschleimhaut bewährten Methode Pepsin zu isoliren. Ob man indes jene Leichtlöslichkeit des Myosins und der anderen Eiweisskörper des Muskels wirklich bloss auf die Gegenwart des Pepsins zurückzuführen hat, wie dies BRÜCKE folgend VON WITTICH[3] und KÜHNE[4] thun, dürfte doch wohl noch fraglich sein. Es kommt nämlich einerseits die Verdauung nie weiter als zu diesem ersten Stadium, und andererseits kann KÜHNE's für die erwähnte Anschauung angeführte Thatsache, dass gekochtes Myosin oder Fleisch sehr viel schwerer durch verdünnte Salzsäure gelöst werde, doch auch genügend erklärt werden durch den grösseren Widerstand, den alle durch Hitze coagulirten Eiweisskörper der Lösung in verdünnter Salzsäure entgegensetzen. Eine Beziehung des Pepsins zu den physiologischen Vorgängen im Muskel ist bislang nicht aufgefunden.

Die Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit der Wirkung von Fermenten bei der Gerinnung des Myosins ist oben schon bei der Besprechung dieses Vorganges im Zusammenhang vorgreifend erwähnt worden. Alle Versuche (z. B. von MICHELSON[5]) ein solches Ferment zu gewinnen, sind freilich bis jetzt gescheitert. Man kann für die Annahme eines Fermentes abgesehen von der Analogie mit der

1 KÜHNE, Verh. d. naturhist. Vereins zu Heidelberg. N. S. I. S. 3. 1876.
2 BRÜCKE, Sitzungsber. d. Wiener Acad. Mathem.-naturwiss. Cl. XLIII. II. Abth. S. 601. 1861.
3 VON WITTICH, Königsberger med. Jahrb. III. S. 210. 1862.
4 W. KÜHNE, Unters. üb. d. Protoplasma u. die Contractilität S. 13. Leipzig 1864.
5 MICHELSON, Einige Versuche über die Todtenstarre des Muskels. Diss. Dorpat 1872.

Fibringerinnung nur noch die mächtige Einwirkung des aus Plasma ausgeschiedenen Myosins auf Wasserstoffhyperoxyd anführen. Es sind hierbei nicht, wie man denken könnte, die anderen Fermente mitgerissen und Ursache der Erscheinung, denn nach Entfernung des Myosingerinnsels gehen die anderen Fermentprozesse speciell die Säurung noch ungestört weiter.

Die Fermente für Kohlehydrate angehend, so erwähnt schon MAGENDIE[1] die Ueberführung von Amylum in Zucker bei Digestion desselben mit Muskelsubstanz, es ist aber auch ein zuckerbildendes Ferment aus den Muskeln bereits dargestellt worden von PIOTROWSKI[2] mittelst des von COHNHEIM[3] für die Speicheldrüsen modificirten BRÜCKE'schen Verfahrens. Das Ferment wird von J. MUNK[4] als von dem Ptyalin und Pankreatin verschieden bezeichnet, weil es schon gegen den geringsten Ueberschuss von Alkali oder Säure empfindlich sei. Ganz entscheidend ist diese Mittheilung aber noch nicht, weil in ihr die Angabe fehlt, ob das mit dem Muskelfermente verglichene Ptyalin und Pankreatin von demselben Thiere stammten, die zuckerbildenden Fermente verschiedener Thiere aber nicht ohne Weiteres als gleich angesehen werden dürfen (O. NASSE[5]). Die behauptete Verschiedenheit wird indes aus einem anderen Grunde wahrscheinlich. Mit den Secreten oder Auszügen verschiedener Speicheldrüsen gelang es weder SEEGEN[6] noch O. NASSE aus dem Glykogen Traubenzucker zu gewinnen, sondern stets nur eine andere, von Traubenzucker jedenfalls ganz verschiedene, erst durch Kochen mit Säuren in Traubenzucker zu verwandelnde Zuckerart, nach MUSCULUS und VON MERING[7] Maltose, während das hypothetische diastatische Ferment des Muskels wenigstens im Muskel selbst aus Glykogen eine aller Wahrscheinlichkeit nach in die Gruppe des Traubenzuckers gehörige Zuckerart bildet.

Weiter ist ein milchsäurebildendes Ferment freilich noch nicht isolirt aber doch sicher zu vermuthen nach der weiter unten eingehend zu besprechenden Untersuchung von DU BOIS-REYMOND[8] über die Säurung des Muskels, insbesondere über die Hemmung und Beschleunigung derselben.

Die Fermente, von denen erst später gezeigt werden kann, dass

1 MAGENDIE, Compt. rend. XXIII. p. 189.
2 PIOTROWSKI, bei W. KÜHNE, Lehrb. d. physiol. Chemie S. 288. Leipzig 1866.
3 COHNHEIM, Arch. f. pathol. Anat. XXVIII. S. 241. 1863.
4 J. MUNK, Deutsch. med. Wochenschr. 1877. S. 575.
5 O. NASSE, Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 473. 1877.
6 SEEGEN, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1876. Nr. 48.
7 MUSCULUS und VON MERING, Ztschr. f. physiol. Chemie II. S. 403. 1879.
8 DU BOIS-REYMOND, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288.

sie wahrscheinlich in lebenden Muskeln sich stets in einem gewissen Grade der Thätigkeit befinden, auch noch im ausgeschnittenen („überlebenden" DU BOIS-REYMOND) Muskel oder dem des todten Thieres, und dass sie unter gewissen Umständen in lebhaftere Thätigkeit kommen, sind die erste Ursache der oben bereits hervorgehobenen Veränderlichkeit der Muskelsubstanz. Die Fermente unschädlich zu machen, eventuell zu zerstören, giebt es verschiedene Mittel und Wege: rasches Erhitzen auf 100° C. („Brühen" HERMANN), Kälte, antiseptische Mittel wie Kaliumsalze, Salicylsäure u. dgl., concentrirte Salzlösungen u. s. w. Welcher Weg der richtige ist, hängt von der Natur der Substanz ab, auf welche die Untersuchung gerichtet ist. Ausser den durch Fermenten bedingten Zersetzungen kommt aber noch eine andere, ganz kürzlich von PFLÜGER[1] entdeckte, erst unten näher zu besprechende Zersetzung, ein Dissociationsprozess, im Muskel zur Wirkung, der sich nicht hemmen lässt durch Siedhitze, im Gegentheil dabei um so rascher verläuft.

### *Glykogen.*

Das Glykogen der Muskeln $C_6H_{10}O_5$ (?) scheint nicht wesentlich verschieden zu sein von dem der Leber. Gelegentlich sind allerdings kleine Differenzen bemerkt worden, so eine geringere Opalescenz der Lösung von Muskelglykogen (LUCHSINGER[2]) und ein bläulicher Farbenton der Jodmuskelglykogene (NAUNYN[3]), besonders ausgesprochen bei dem Muskelglykogen des Huhnes, auch noch bei dem des Kaninchens, am wenigsten bei dem des Hundes, diesen noch ganz besonders auch von BOEHM und HOFFMANN[4] hervorgehobenen Verschiedenheiten kann indes gegenüber der gleichen Zersetzungsweise beider Glykogenarten bei Digestion mit Speichel (O. NASSE[5]) keine allzugrosse Bedeutung beigelegt werden.

Lange Zeit hindurch wurde das Glykogen nur als dem embryonalen Muskel, in welchem es CL. BERNARD[6] gefunden hatte, und zwar in seiner Eigenschaft als embryonalem Gewebe, oder höchstens noch als dem Muskel ganz junger Thiere zukommend angenommen, und das mitunter, so von CL. BERNARD[7], von SANSON[8] und von

1 PFLÜGER, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 381. 1878.
2 LUCHSINGER, Exper. u. krit. Beitr. z. Physiol. u. Pathol. d. Glykogens. S. 14. Dissert. Zürich 1875.
3 NAUNYN, Arch. f. exper. Pathol. III. S. 85. 1875.
4 BOEHM und HOFFMANN, ibid. X. S. 12. 1878.
5 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 473. 1877.
6 CL. BERNARD, Compt. rend. XLVIII. p. 673. 1859.
7 CL. BERNARD, ibid. XLIV. p. 1325. 1857.
8 SANSON, ibid. XLIV. p. 1323. 1857.

M'Donnel[1] beobachtete Vorkommen im ausgewachsenen Thiere bei amylumreicher Nahrung, und das Vorkommen in Muskeln, deren Nerven durchschnitten waren (M'Donnel[2]) oder in Muskeln, die lange Zeit gewaltsam ruhend gehalten waren (Ogle[3]), sowie bei Winterschläfern (Cl. Bernard[4]) als unerklärliche und jedenfalls ausser Zusammenhang mit den wesentlichen Vorgängen im Muskel stehende Ausnahmen betrachtet. Die Untersuchungen von O. Nasse[5], sowie die weiteren von Brücke[6], Weiss[7] u. A., nach welchen das Glykogen überall, wo es gesucht, auch gefunden worden ist, bei Wirbelthieren wie bei Wirbellosen, Crustaceen (O. Nasse[8]), Mollusken (Bizio[9], Chittenden[10]), Würmern (G. Schwalbe[11]), zwingen aber, das Glykogen unter die beständigen Muskelbestandtheile zu rechnen.

Die ungemein leicht eintretende Zersetzung des Glykogens, die also wieder bei allen einschlagenden Untersuchungen die besprochenen Vorsichtsmassregeln und zwar hauptsächlich rasches Erhitzen der Muskeln (wie es bei der Leber schon früher geschah) nöthig macht, hat dazu geführt auch die Zersetzungsproducte des Glykogens Dextrin (Limpricht[12]) und Zucker (Meissner[13]) als Muskelbestandtheile anzusprechen. Spuren von beiden Stoffen mögen wohl wie in der Leber so auch in dem Muskel stets vorhanden sein, da aber schon der Nachweis derselben äusserst schwierig ist, von irgend messbaren Mengen aber gar nicht die Rede sein kann, man stets nur mit Glykogen zu rechnen hat, so ist es wohl erlaubt das Glykogen als den einzigen Repräsentanten der ächten Kohlehydrate im frischen ruhenden und geruhten Muskel zu bezeichnen.

Für quantitative Bestimmungen können Gemische von verschiedenen Muskeln desselben Thieres, die ja niemals gleichmässig zu machen sind, nicht mehr verwendet werden, seitdem man weiss, dass die verschiedenen Muskeln desselben Individuums einen sehr verschiedenen Glykogengehalt haben (O. Nasse[14]). So fanden sich bei Kaninchen, Hund und Katze die folgenden Glykogenmengen in je

1 Mac Donnel, Journ. of anat. and physiol. II. p. 275. 1867.
2 Mac Donnel, Amer. journ. of the med. sc. XLVI. p. 523. 1863.
3 Ogle, St. George hospital reports III. p. 149. 1868.
4 Cl. Bernard, Compt. rend. XLVIII. p. 673. 1859.
5 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 97. 1869.
6 Brücke, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXIII. Abth. II. 1871. Febr.
7 S. Weiss, ibid. LXIV. Abth. 1. 1871. Juli.
8 Nicht veröffentlichte Beobachtung.
9 Bizio, Compt. rend. 1866. I. p. 675.
10 Chittenden, Ann. d. Chem. u. Pharm. CLXXVIII. S. 266. 1875.
11 G. Schwalbe, Arch. f. mikroskop. Anat. V. S. 205. 1869.
12 Limpricht, ibid. CXXXIII. S. 293. 1865.
13 G. Meissner, Göttinger Nachrichten 1861. Nr. 15 und 1862. Nr. 10.
14 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 473. 1877.

100 Theilen frischer Substanz der langen Rückenmuskeln und Adductores femoris:

| | Kaninchen | | | | Hund | | Katze |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | |
| Rückenmuskeln . . . . . . . | 0,94 | 0,93 | 0,68 | 0,95 | 0,97 | 0,69 | 0,54 |
| Adductores femoris . . . . . | 0,74 | 0,74 | 0,47 | 0,7 | 0,97 | 0,69 | 0,86 |

Im Herzen eines Hundes fand WEISS nach vierzigstündigem Hunger nur ²/₃ des in einer annähernd gleichen Menge Rückenmuskeln enthaltenen Glykogens.

Es folgt aus diesen Daten zunächst, dass die gleichnamigen Muskeln verschiedener Thiere nicht gleichwerthig sind, dass also ein Vergleich verschiedener Thiere auf die Zusammensetzung ihrer Muskeln durch eine Untersuchung gleichnamiger Muskeln nicht angestellt werden kann. Um eine Deutung dieses Verhaltens zu finden, das sich am klarsten in der völligen Umkehr der Verhältnisse bei Kaninchen und Katze ausspricht, müssten die Bewegungen dieser Thiere genauer verfolgt werden. Nun sind aber offenbar bei Kaninchen die Schenkelmuskeln, bei Katzen die Rückenmuskeln die mehr angestrengten; dies zusammengehalten mit den oben mitgetheilten Beobachtungen von M'DONNEL und OGLE erlaubt wohl den Schluss, dass der Glykogengehalt in umgekehrtem Verhältniss zur Thätigkeit der Muskeln steht.

Weiter zeigen sich nun bedeutende, zum Theil noch nicht hinreichend aufgeklärte individuelle Schwankungen des Glykogengehaltes bei derselben Thierspecies. Von grösserem Einfluss ist jedenfalls die Ernährung. Genauer verfolgt ist durch LUCHSINGER[1] die Abnahme des Glykogens bei Entziehung der Nahrung. Noch ehe der Tod eingetreten ist, zu Zeiten, wo die Leber noch deutliche Mengen von Glykogen enthält, können die Muskeln glykogenfrei sein. In vollkommen ruhenden Muskeln wie z. B. dem Brustmuskel des Huhnes bleibt das Glykogen länger erhalten als in den thätigen Muskeln, ja sogar länger als in der Leber. Bei seiner nur auf die Brustmuskeln gehungerter Hühner sich erstreckenden Untersuchung konnte WEISS[2] somit leicht zu einem ganz anderen Schlusse kommen, für eine nunmehr als unrichtig erkannte Unabhängigkeit der Glykogenmenge von der Nahrung sich aussprechen.

1 LUCHSINGER, a. o. a. O. und Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 472. 1878.
2 WEISS, a. o. a. O.

*Inosit.*

Der INOSIT $C_6H_{12}O_6+H_2O$, von SCHERER[1] 1850 entdeckt, ein mehratomiger Alkohol, übrigens seiner Constitution nach unbekannt, theilt mit den Kohlehydraten die allgemeine Zusammensetzung und den süssen Geschmack, pflegt daher unter den Kohlehydraten und zwar unter denen der Traubenzuckergruppe aufgeführt zu werden, unterscheidet sich aber von diesen durch den Mangel an Drehungs- und Reductionsvermögen sowie durch die Unfähigkeit in alkoholische Gährung zu gerathen, und durch den Widerstand gegen kaustische Alkalien auch in der Siedehitze, und andererseits von den Kohlehydraten der Stärke- und Rohrzuckergruppe durch die Widerstandsfähigkeit gegen verdünnte Säuren. Dagegen ist der Inosit der Milchsäuregährung fähig; die entstandene Milchsäure soll nach VOHL[2] Aethylidenmilchsäure und zwar Gährungsmilchsäure sein, nach HILGER[3] aber Aethylenmilchsäure. Da die Richtigkeit einer der beiden Angaben zu bezweifeln kein Grund vorliegt, so ist nur an einen von unbekannten äusseren Bedingungen abhängigen verschiedenen Verlauf der Gährung zu denken.

Nur im Herzfleisch scheint Inosit regelmässig vorzukommen, inconstant dagegen in den willkürlichen Muskeln. Mit Rücksicht auf die Schwierigkeit der Darstellung des Inosits ist den Angaben von negativen Resultaten kein allzugrosses Gewicht beizulegen. Immerhin wird sich schon sagen lassen, dass die Mengen von Inosit keine sehr erheblichen sind. JACOBSEN[4] gibt den Inositgehalt des Pferdefleisches auf 0,003, den des Delphinfleisches auf nur 0,0008% an.

Ausser in vielen Organen und Flüssigkeiten des Thierkörpers ist Inosit auch im Pflanzenreich angetroffen worden. VOHL's[5] Phaseomannit ist identisch mit Inosit.

*Fette.*

Die Bestimmung des Fettes im Muskel wird mehr als die eines der bisher besprochenen Bestandtheile durch die anatomischen Verhältnisse erschwert. Ausser dem Inhalt des Sarcolemmaschlauches kann das intermuskuläre Bindegewebe Fett führen und findet sich solches constant in den Nerven. Mit Bestimmtheit lässt sich indess doch aussprechen, dass die Muskelfaser als solche stets Fett enthält; das beweist der immerhin noch bemerkenswerthe Fettgehalt der Mus-

1 SCHERER, Ann. d. Chem. u. Pharm. LXXIII. S. 322. 1850.
2 VOHL, Ber. d. deutsch. chem. Ges. 1876. S. 984.
3 HILGER, Ann. d. Chem. u. Pharm. CLX. S. 337. 1871.
4 JACOBSEN, ibid. CLVII. S. 231. 1871.
5 VOHL, ibid. XCIX. S. 125. 1856 und CI. S. 50. 1857.

keln nach sorgfältigster, durch das Mikroskop controlirter Entfernung von Bindegewebe und Nerven, und ferner da dabei die Nervenendigungen aus den Muskelfasern doch immer noch bleiben, das Verschwinden gewisser Körnchen im Innern des Primitivbündels, in Längsreihen zwischen den Muskelsäulchen liegend, bei der Behandlung der Muskeln mit Aether. Wie viel Fett als Minimum zur leistungsfähigen Muskelfaser gehört, und andererseits wie hoch der Fettgehalt sein darf, ohne dass es zur Störung der Function kommt, weiss man bis jetzt nicht. Einen Anhalt für den ersten Werth können die Untersuchungen der im Allgemeinen sehr fettarmen Muskeln der wilden Thiere liefern. Die niedersten Zahlen sind hier nach J. König und B. Farwick[1] 1,07 % in den Extremitätenmuskeln des Hasen, 1,43 % in den Muskeln des Rebhuhns, einen noch geringeren Fettgehalt (0,76 %) fand Petersen[2] in Muskeln eines mageren Ochsen.

Eine weitere, noch gar nicht in Angriff genommene Frage ist die nach der Zusammensetzung des Muskelfettes. Wahrscheinlich finden sich hier bei den verschiedenen Thieren dieselben Verschiedenheiten wie in dem Fett des Fettgewebes, und zu vermuthen ist auch, dass wie das sonstige Fett auch das Muskelfett desselben Thieres nach den verschiedenen Orten in seiner Zusammensetzung wechselt.

In Betreff der von Scherer[3] aus dem Muskelauszug nach Entfernung des Eiweisses und Ausfällung mit Baryt durch Kochen mit Schwefelsäure isolirten, stets als Muskelbestandtheile geführten flüchtigen Fettsäuren bemerkt Kühne[4] mit Recht, dass über ihre Präexistenz wie über ihre Beziehung zu der eigentlichen Muskelsubstanz sich gar Nichts sagen lasse.

### *Wasser.*

Der Menge nach nimmt das Wasser unter den Muskelbestandtheilen den ersten Platz ein. Bei der quantitativen Bestimmung desselben ist es eine der wichtigsten Bedingungen das Fettgewebe möglichst zu entfernen, weil in dem Fettgewebe, wie dessen Vergleichung mit möglichst fettfreiem Muskelgewebe lehrt, der eigentlichen Muskelsubstanz ein viel wasserärmerer Stoff beigemischt wird. So sieht man denn bei den Analysen des Fleisches im ökonomischen Sinne Wasser und Fett immer in umgekehrtem Verhältniss zu einander stehen. Aber auch noch nach Entfernung des Fettgewebes bleibt dies: stets entspricht bei demselben Thier oder derselben Thierart

1 J. König und B. Farwick, Ztschr. f. Biologie XII. S. 497. 1876.
2 Petersen, ibid. VII. S. 166. 1871.
3 Scherer, Ann. d. Chem. u. Pharm. LXIX. S. 196. 1849.
4 W. Kühne, Lehrb. d. physiol. Chemie S. 304. Leipzig 1866.

dem Minimum des Fettes das Maximum des Wassers. Indes bedingt keineswegs das Fett allein die Unterschiede in dem Wassergehalt; so ist der Muskel des Kalbes nicht bloss weil er fettärmer ist wasserreicher als der entsprechende Muskel des Ochsen, sondern auch, weil das allgemeine Gesetz, dass die Organe jüngerer Organismen stets weniger feste Bestandtheile enthalten als die der ausgebildeten, sich auch auf den Muskel erstreckt. Und noch mehr spielt in der Reihe von den Wirbellosen durch die kaltblütigen Wirbelthiere und die Säuger bis zu den Vögeln, in welcher der Wassergehalt von c. 85 % beim Krebs (Schlossberger[1]), bis c. 70 % beim Sperling (von Bibra[2]) abnimmt, das Fett jedenfalls nur eine untergeordnete Rolle. Wie in der ganzen Thierreihe, so finden sich auch bei derselben Thierart constante Verschiedenheiten in dem Wassergehalt der einzelnen Muskeln. Beim Kaninchen bestimmte J. Ranke[3] den Wassergehalt in den Rückenmuskeln im Mittel auf 75,1, in den weissen Schenkelmuskeln auf 76,5 %. Das Herz scheint nach den Angaben verschiedener Autoren: E. Bischoff[4], J. Ranke, Danilewski[5] u. A. stets den grössten Wassergehalt zu haben.

Nähere Angaben und Zahlenbelege müssen fortbleiben, weil die Untersuchungen nicht unter gleichen Bedingungen gemacht, die Muskeln insbesondere nicht bei gleicher Temperatur, häufig bei einer zu geringen, bei 100° C., getrocknet worden sind.

*Asche.*

Analysen von Fleischaschen sind sehr häufig gemacht, jedoch nach verschiedenen, zum Theil sehr unvollkommenen Methoden, und hauptsächlich ohne Entfernung der entfernbaren Theile aus dem Muskel. So ist u. A. noch keine Analyse des völlig blutfreien Muskels ausgeführt worden. Die Abweichungen in den Angaben sind daher sehr beträchtlich. Mit Bestimmtheit lässt sich nur sagen, dass der grösste Theil der c. 1—1,5 % des frischen Muskels betragenden Asche phosphorsaures Kali ist. Dann folgen an Menge Kalk- und Magnesiaphosphate, in inniger Beziehung zu den Eiweisskörpern stehend, und Eisen. Natrium und Chlor kommen der eigentlichen Muskelsubstanz wohl nur in Spuren zu, die dem Inhalt des Kanälchennetzes im Inneren des Sarcolemmaschlauches angehören könnten.

---

1 Schlossberger, Erster Versuch einer allgemeinen und vergleichenden Thierchemie II. S. 168. Leipzig u. Heidelberg 1856.
2 von Bibra, Arch. f. physiol. Heilk. IV. S. 536. 1845.
3 J. Ranke, Tetanus S. 78. Leipzig 1865.
4 E. Bischoff, Ztschr. f. rat. Med. (3) XX. S. 75. 1863.
5 Danilewski. Ueber den Ursprung der Muskelkraft. Charkow 1876.

*Gase.*

Die Gase des frischen blutfreien Froschmuskels sind zuerst von L. HERMANN[1] mittelst der GEISSLER'schen Quecksilber-Luftpumpe untersucht worden in gefrorenen, zerkleinerten und in halbprocentiger Kochsalzlösung vertheilten Muskeln. Stickstoff wurde nur in Spuren, Sauerstoff aber gar nicht gewonnen, ja es fand sich sogar bei Anwendung sauerstoffhaltiger Kochsalzlösung der Sauerstoffgehalt derselben vermindert. Die Gase bestanden fast ausschliesslich aus Kohlensäure, welche an Menge wuchs mit der Dauer des Auspumpens und bis zu einem gewissen Grade mit der Höhe der angewendeten Temperatur, am schnellsten sich bei c. 45—50 $^0$ C. entwickelte. HERMANN schloss hieraus, dass die gefundene Kohlensäure nicht ganz in den in den Apparat gebrachten Muskeln vorhanden, sondern zum Theil wenigstens erst während der Entgasung gebildet wäre. Die Bildung der Kohlensäure wird aber nach HERMANN verhindert, wenn der Muskel zu irgend einer Zeit auf 70 $^0$ C. erwärmt wird. Mit dieser Angabe steht eine unter PFLÜGER's[2] Leitung und nach einer von ihm ersonnenen Methode angestellte Experimentaluntersuchung von STINTZING[3] in Widerspruch. PFLÜGER und STINTZING brachten rasch zerkleinerte Kaninchenmuskeln frisch oder gefroren in kochendes Wasser, und fanden bei Fortsetzen des Kochens in den durch Ueberleiten eines reinen Luftstromes (frei von Kohlensäure) aus der Flüssigkeit gewonnenen Gasen im Mittel gegen 100 Volumprocent Kohlensäure ($0^0$ und 0,76 m.) der angewendeten Muskeln. Die Kohlensäurebildung wird hiernach also auch durch noch höhere Temperaturen, als sie HERMANN angewendet hatte, nicht gehemmt. Dass sie übrigens auch bei niederer Temperatur vor sich geht, wird bewiesen daraus, dass Muskeln, welche nicht sofort in die Kochflasche gebracht wurden, geringere Mengen von Kohlensäure beim Kochen lieferten. So gab ein 22 Stunden im Brütofen bei 40—50 $^0$ C. digerirter Muskel beim Kochen nur mehr ungefähr 30 Volumprocent Kohlensäure, die während der Digestion gebildete Kohlensäure war entwichen. Dass die Hauptmasse der gebildeten Kohlensäure nicht in den Muskeln präexistirte, sondern sich wirklich erst durch den Zerfall einer unbekannten Substanz bildete, will STINTZING beweisen durch eine Versuchsreihe, in welcher zum Entfernen der vorher vorhandenen Kohlensäure die Muskeln vor dem Kochen einige Zeit bei niederer Temperatur mit verdünnter Phosphorsäure oder Schwefelsäure und zum

1 L. HERMANN, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin 1867.
2 PFLÜGER, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 381. 1878.
3 STINTZING, ibid. S. 388.

Schluss mit Wasser gewaschen wurden, und dann beim Kochen doch noch eine von der ursprünglichen nicht bedeutend abweichende Kohlensäuremenge lieferten. In dieser Beziehung findet sich also eine Uebereinstimmung mit Hermann's Beobachtungen und Schlüssen. Wie es Hermann hat entgehen können, dass der gebrühte Muskel noch Kohlensäure entwickelt, lässt sich einstweilen nicht sagen. Vielleicht hat er den Versuch zu früh abgebrochen; denkbar wäre aber auch, dass es zwei Quellen für die Kohlensäurebildung gäbe, die eine, welche ihr Temperaturoptimum bei 45—50° C. hat und durch Erhitzen verschlossen wird, die andere, welche mit steigender Temperatur mehr und mehr fliesst. Es dürfte indess gewagt sein, schon jetzt ohne weitere experimentelle Grundlagen sich in Vermuthungen zu ergehen.[1]

Die Differenz zwischen den beiden Arbeiten erstreckt sich übrigens noch auf einen anderen Punct. Ausser der direct auspumpbaren Kohlensäure vermochte Hermann nach Beendigung der ersten Kohlensäureentwicklung aus frischen oder gebrühten Muskeln noch eine kleine, sehr constante, auch dem erstarrten oder tetanisirten Muskel noch eigene Menge fest gebundener Kohlensäure unbekannten Ursprungs bei Zusatz von Säure zu erhalten. Auch diese Säure treiben aber Pflüger und Stintzing durch längeres Kochen oder auch nur Erhitzen auf 80° C. aus den Muskeln (und ebenso aus dem Blut), wie das Ausbleiben einer neuen Kohlensäureentwicklung bei dem Zufügen von Phosphorsäure zeigt. Offenbar ist die Pflüger'sche sehr energische Entgasungsmethode für den Nachweis solcher Unterschiede in der Bindungsweise der Kohlensäure nicht geeignet.

## II. Der todtenstarre Muskel.

### *1. Die Säurebildung bei der Erstarrung.*

Unter den inneren oder chemischen Veränderungen, welche der Muskel bei der Erstarrung erleidet, fällt zunächst auf die Aenderung der Reaction: der todtenstarre Muskel reagirt sauer und zwar bei allen Thieren.

Wie oben bei dem ruhenden Muskel bereits erwähnt worden ist, war die saure Reaction des Muskels für die normale gehalten, bis du Bois-Reymond[2] überzeugend nachwies, dass der frische ruhende und geruhte Muskel neutral reagirt, „die ganze in den abgestorbenen

---

1 Vgl. hierzu eine Bemerkung von L. Hermann in der Allg. Muskelphysik S. 151. Anm.

2 E. du Bois-Reymond, De fibrae muscularis reactione. Berolini 1859; Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288.

Muskeln von den Chemikern erkannte Säuremenge erst zur Zeit des Erstarrens innerhalb der Primitivmuskelbündel frei wird". Es gilt dies für die Muskeln aller Thiere. Die Frage, ob es sich hierbei um freie Säure oder nur um saures phosphorsaures Kali handelt, wie Frémy und Valenciennes[1] behaupteten, entscheidet du Bois mit Hülfe der Mitscherlich'schen[2] Untersuchung über das Verhalten der sauren Alkaliphosphate gegen Lakmuspapier, deren rothe Flecken nämlich beim Trocknen wieder verschwinden, während die von den Muskeln gemachten rothen Flecken beim Trocknen bleiben, dahin, dass neben dem sauren Phosphat sicher noch eine freie, nicht flüchtige Säure sich findet. Indem wir von deren Natur einstweilen völlig absehen, ist nur noch daran zu erinnern, dass, wenn zu einem Gemische von Salzen verschiedener Säuren eine Säure hinzukommt, niemals diese allein hinfort als die freie Säure der Mischung bezeichnet werden kann, auch wenn die anderen, bereits vorhanden gewesenen mit ihr verglichen als die stärkeren gelten, sondern in freilich sehr verschiedenem, dazu von Temperatur und anderen Bedingungen abhängendem Verhältniss ein Theil sämmtlicher Säuren frei oder in sauren Salzen, wenn deren Bildung möglich, vorhanden zu denken ist.

An der Säurung ist, wie du Bois weiter eingehend zeigte, der Sauerstoff der Umgebung nicht betheiligt; sie geht in Oel, unter Quecksilber, im Vacuum bei Gegenwart von Wasser mit derselben Schnelligkeit vor sich wie in atmosphärischer Luft, ja sogar noch schneller, in den beiden ersten Fällen vermuthlich der Zurückhaltung der Kohlensäure wegen.

Von grossem Einfluss auf die Schnelligkeit ist die Temperatur; mit Steigen derselben bis zu einem gewissen Grade (45 ° C. bei Fröschen, 50 ° C. bei Säugern, 50—55 ° C. bei Vögeln) nimmt die Schnelligkeit zu, um dann wieder abzunehmen, und zwar sehr schnell, so dass Froschmuskeln rasch auf 60 ° C. oder höher erhitzt nicht sauer werden, und wenn die Temperatur einige Zeit so hoch erhalten bleibt, ihr Säurebildungsvermögen überhaupt verlieren. Bei den niederen Temperaturgraden geht die Säurung oft so langsam vor sich, dass sie durch die ammoniakalischen Producte der ebenfalls allmählich eintretenden Fäulnis verdeckt werden kann. An sofort unter Oel gebrachten und somit vor Bacterien möglichst bewahrten Muskeln gelang es indes Hermann[3] die Säuerung mit vollkommener Sicherheit

1 Valenciennes et Frémy, Ann. d. chim. et phys. XIX. p. 363. 1822; 3 sér. L. p. 171. 1857.

2 Mitscherlich, Ann. d. Phys. u. Chemie XXXI. S. 319. 1834.

3 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 192. 1871.

zu beobachten. Die stets im ausgeschnittenen Muskel sofort auch beginnende Wirkung der Fäulnisbacterien erschwert überhaupt die Untersuchung der Säurebildung, besonders die genaue Feststellung des Maximums der Säure, nach dessen Erreichung der Muskel mehr oder minder rasch an Säure verliert, bis er schliesslich bei stinkender Fäulnis stark alkalisch reagirt. Am günstigsten ist es für die Bestimmung des Maximums der Säure dieselbe rasch bei möglichst hoher Temperatur entstehen zu lassen, weil in der Kürze der Zeit eine neutralisirende Wirkung der Producte der anfangs ja nur in geringer Menge vorhandenen Bacterien kaum merklich sein kann, und ausserdem mehrere Bestimmungen an verschiedenen Portionen desselben Muskels zu verschiedenen Zeiten zu machen.

Es ist nun nach den Untersuchungen von J. Ranke [1] der ausgeschnittene Muskel fähig eine ganz bestimmte Menge Säure zu bilden, und er bildet dieselbe, eine Anstellung der Versuche unter den nöthigen Cautelen vorausgesetzt, einerlei, ob die Säurung rascher bei hoher Temperatur (selbstverständlich unterhalb der oben angegebenen Grenze) oder langsamer bei niederer Temperatur verläuft. Auch ist zu vermuthen, dass die Säuremenge die gleiche bleibt, wenn der ausgeschnittene Muskel eine Zeit lang tetanisirt worden ist, während umgekehrt, das ist experimentell festgestellt, wenn ein Muskel intra corpus bei erhaltener Circulation Arbeit geleistet hat, das Säurebildungsvermögen desselben geringer ist als in dem entsprechenden geruhten Muskel der anderen Körperhälfte.

Ranke's quantitative Säurebestimmungen ergeben ferner noch einen verschiedenen Säuregehalt der verschiedenen todtenstarren Muskeln desselben Thieres, so z. B. bei Kaninchen constant mehr Säure in den Muskeln des Rückens als in denen des Schenkels, sowie Verschiedenheiten in dem Säuregehalt des gleichen Muskels bei verschiedenen Individuen derselben Species. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Ernährung hierbei von grossem Einfluss ist. Die Muskeln gehungerter Thiere werden nach Cl. Bernard überhaupt nicht sauer.

### 2. *Neue Bestandtheile des starren Muskels.*

Der todtenstarre Muskel enthält weiter einige neue Stoffe: Zucker und Milchsäuren, die ihren wichtigsten Eigenschaften nach der eingehenden Besprechung der chemischen Veränderungen des Muskel vorangestellt werden sollen.

---

1 J. Ranke, Tetanus S. 142. Leipzig 1865.

*Zucker des Muskels.*

Der Zucker des Muskels, von MEISSNER[1] zuerst isolirt und Fleischzucker genannt, in früheren Zeiten übrigens schon mehrfach gefunden, so von HEYNSIUS[2], VAN DEEN[3], WINOGRADOFF[4] u. A. ist bis jetzt noch nicht krystallinisch erhalten, auch noch nicht in krystallinischen Verbindungen mit Salzen und anderen Stoffen, und überhaupt noch nicht ausreichend untersucht. Aus MEISSNER's Angabe, dass diese Zuckerart alkoholischer Gährung fähig ist, und aus der von O. NASSE[5], dass ihr Reductionsvermögen durch Kochen mit Schwefelsäure nicht merklich verändert wird, lässt sich indes schon schliessen, dass sie in die Traubenzuckergruppe gehört. Möglicher Weise wird sich sogar Identität mit Traubenzucker herausstellen.

*Milchsäuren.*

Die organische Chemie kennt vier isomere Säuren von der Zusammensetzung $C_3H_6O_3$. Diese sind: zwei Aethylidenmilchsäuren, eine Aethylenmilchsäure und eine Hydracrylsäure, letztere im Thierkörper übrigens nicht vorkommend, und daher hier ohne weiteres Interesse. Ihre Existenz wird neuerdings geleugnet (ERLENMEYER[6]), so dass möglicherweise nur drei Milchsäuren bleiben.

In den allgemeinen Characteren, als syrupöse, stark sauer schmeckende und reagirende Flüssigkeiten, in Wasser, Alkohol und Aether löslich, beim Erhitzen unter Wasserabgabe in Dilactylsäure $C_6H_{10}O_5$ (Michsäureanhydrid) und Lactid $C_3H_4O_2$ übergehend, stimmen die ersten drei Säuren, die alle im Muskel schon angetroffen sind, überein, nicht aber in ihren Salzen, und z. Th. nicht in ihren Zersetzungsproducten und der künstlichen Bildungsweise. Aus diesen letzteren Verschiedenheiten ist die Constitution der Säuren erschlossen worden.

1. Die Aethylidenmilchsäuren $\begin{matrix} CH_3 \\ CH.OH \\ COOH \end{matrix}$, bei Oxydation Essigsäure und Ameisensäure liefernd. Man unterscheidet:

a) die optisch inactive, gewöhnliche oder Gährungmilchsäure. Dieselbe kommt natürlich vor bei der Gährung von Kohlehydraten

1 MEISSNER, Göttinger Nachrichten 1861. Nr. 15 und 1862. Nr. 10.
2 HEYNSIUS, Nederl. Tijdschr. f. Geneesk. I. p. 209. 1857.
3 VAN DEEN, ibid. 1861. p. 67.
4 WINOGRADOFF, Arch. f. pathol. Anat. XXIV. S. 600. 1862.
5 O. NASSE, Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 473. 1877.
6 ERLENMEYER, Ann. d. Chem. u. Pharm. CIC. S. 261. 1878.

und auch der von Inosit (VOHL [1]), und weiter in den Muskeln, in denen sie von HEINTZ [2] mehrmals gefunden worden ist. Synthetisch wird sie gewonnen aus $\alpha$-Brompropionsäure $\begin{matrix} CH_3 \\ CHBr \\ COOH \end{matrix}$ sowie aus Aethylidenhydratcyanür $\begin{matrix} CH_3 \\ CHOH \\ CN \end{matrix}$, und trägt auf Grund dessen die Namen $\alpha$-Hydroxypropionsäure oder Aethylidenmilchsäure. Das Zinksalz dieser Säure, mit 18,18 % Wasser krystallisirend, ist in 56 — 63 Theilen Wasser bei 14 °C. löslich, in Alkohol unlöslich.

b) Die optisch active oder Paramilchsäure, auch wohl Fleischmilchsäure genannt. Dieselbe kommt nur natürlich vor im Muskel, sowie in anderen thierischen Theilen und Flüssigkeiten, und ist auch von MALY [3] einmal bei der Gährung von Rohrzucker gefunden. Das Zinksalz (links drehend, während die freie Säure rechts dreht) krystallisirt mit 12,9 % Wasser, ist schon in 17,5 Theilen Wasser und auch etwas in Alkohol löslich.

2. Die Aethylenmilchsäure $\begin{matrix} CH_2 . OH \\ CH_2 \\ COOH \end{matrix}$, optisch inactiv, bei Oxydation Malonsäure liefernd, kommt natürlich im Muskel vor, sowie bei Gährung von Inosit (HILGER [4]), wird synthetisch aus Aethylenhydratcyanür $\begin{matrix} CH_2 . OH \\ CH_2 \\ CN \end{matrix}$ dargestellt. Das Zinksalz, wie das der Paramilchsäure 12,9 % Wasser enthaltend, zerfliesst an der Luft und ist in Alkohol leicht löslich.

### *3. Umwandlung der Muskelstoffe bei der Erstarrung.*

Die sonstigen chemischen Veränderungen des Muskels sind nun an dessen einzelnen Bestandtheilen, in der Ordnung, in welcher sie bei dem ruhenden Muskel aufgeführt sind, zu verfolgen.

#### *Die Eiweisskörper.*

Todtenstarre Muskeln ausgepresst liefern unter allen Umständen eine Flüssigkeit, welcher das Myosin, oder vielleicht richtiger gesagt, die myosinbildenden Substanzen fehlen. Dieselben müssen also in

---

1 VOHL, Ber. d. deutsch. chem. Ges. 1876. S. 984.
2 HEINTZ, Ann. d. Chem. u. Pharm. CLVII. S. 314. 1871.
3 MALY, Ber. d. deutsch. chem. Ges. 1864. S. 1567.
4 HILGER, Ann. d. Chem. u. Pharm. CLX. S. 337. 1871.

den unlöslichen, geronnenen Zustand übergegangen sein. Brücke[1] hatte längst (1842) den Rigor auf denselben einfachen Grund zurückzuführen gesucht wie die Blutgerinnung, d. h. auf eine Gerinnung des hypothetischen Faserstoffs, wie das auch von Anderen, jedoch ohne hinreichende Begründung, schon gelegentlich geschehen war, und für seine Anschauung die verschiedenen Analogieen angeführt, welche die Erscheinungen der Blutgerinnung und der Todtenstarre zeigen. Von diesen Analogieen haben einige auch heutigen Tages noch Geltung, wie die Contraction des Blutkuchens, der die häufig bei der Starre zu bemerkenden Bewegungen der Glieder gleich zu stellen sind, das Auspressen von Serum aus dem Blutkuchen, mit der die Ansammlung von Flüssigkeit in queren Einschnitten des Muskels von späteren Stadien der Starre verglichen wird, ferner die Erweichung des Blutkuchens und der todtenstarren Muskeln durch die beginnende Fäulniss, während einige andere hervorgehobene Analogieen wie die Unveränderlichkeit des Volumens bei beiden Vorgängen jetzt als unrichtig zu bezeichnen sind. Dass Brücke den Muskelfaserstoff für identisch mit Blutfibrin hielt, auf welchen Irrthum hauptsächlich Virchow[2] hingewiesen hat, den von Berzelius schon beobachteten Unterschied gegenüber dem kohlensauren Kali hervorhebend, thut wenig zur Sache. Wichtiger war, dass es Brücke nicht gelang, eine spontan gerinnbare Flüssigkeit aus dem Muskel zu erhalten. Bei den von Simon[3] und von Virchow durch Auspressen noch warmer Muskeln gewonnenen gerinnbaren Flüssigkeiten liess sich der gewichtige Einwurf erheben, dass Blut und Lymphe nicht vorher aus dem Muskel entfernt worden waren. Ganz richtig hat aber Brücke erkannt und nach ihm du Bois-Reymond[4] u. A., dass der negative Erfolg bei dem Auspressen von frischen Muskeln nicht nur nicht gegen seine Erklärung, sondern vielmehr für dieselbe spreche, weil der Muskel bei der mechanischen Misshandlung in der Presse starr werde. Den Beweis für die Richtigkeit von Brücke's Theorie lieferte erst Kühne durch die oben ausführlich berichtete Untersuchung des Muskelplasmas, durch die Feststellung der Thatsachen, dass der Muskel zu derselben Zeit starr wird, zu welcher das Muskelplasma gerinnt, und dass für Starre und Gerinnung dasselbe Temperaturoptimum besteht, sowie dadurch, dass er aus todtenstarren Muskeln mittelst

---

1 Brücke, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1842. S. 178.
2 Virchow, Ztschr. f. rat. Med. IV. S. 262. 1846.
3 Simon, Handb. d. angewandten med. Chemie II. S. 524. Leipzig 1842.
4 E. du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität II. 1. S. 156. Berlin 1849.

10 % Kochsalzlösung einen Eiweisskörper extrahirte, der alle Eigenschaften des aus Muskelplasma freiwillig ausgeschiedenen Myosins besitzt.

In wie weit die ausgepresste Flüssigkeit die anderen Eiweisskörper des Muskels enthält, hängt von den äusseren Umständen ab, unter welchen die Starre verlaufen ist. Ist die Temperatur des Muskels nicht über 40° C. beim Frosch, 45° C. bei Warmblütern gestiegen, so muss der eigenthümliche bei 45 bezw. 50° C. gerinnende Eiweisskörper, das Musculin, noch vorhanden sein, das Alkalialbuminat aber kann, wenn hinreichend Säure entwickelt war, zum Theil ausgefällt sein. War die Temperatur etwas, jedoch nicht viel über die genannten Grade hinausgegangen, (man nennt die Summe der hierbei eingetretenen Veränderungen Wärmestarre) so fehlt nebst dem nun abgeschiedenen Alkalialbuminat das Musculin, und endlich war der Muskel allmählich bis auf 70—80° C. erwärmt worden, so fehlt auch das lösliche Eiweiss, das Extract ist eiweissfrei, denn es sind nun alle Eiweisskörper geronnen, und auch das Myosin ist nicht mehr durch Kochsalzlösung auszuziehen. Es ist wichtig hinzuzufügen, dass um dieses Resultat zu erhalten, die Erhitzung nur allmählich geschehen soll, denn wenn frische geruhte Muskeln möglichst rasch auf die hohe Temperatur gebracht werden, so gerinnen nicht alle Eiweisskörper, nicht nämlich das zur Gerinnung der Säure bedürfende Alkalialbuminat, das sich dann auch in der alkalisch reagirenden ausgepressten Flüssigkeit noch findet (du Bois-Reymond [1]).

*Die stickstoffhaltigen Extractivstoffe.*

Die einzige bisher bemerkte Veränderung betrifft das Kreatin. Voit [2] hat, wie oben schon bemerkt worden ist, in dem ausgeschnittenen Muskel eine fortdauernde Abnahme der Kreatinmenge beobachtet, vermag aber nicht anzugeben, was aus dem Kreatin geworden ist. Ein Uebergang in Kreatinin wird bestimmt in Abrede gestellt. Möglicher Weise handelt es sich um Fäulnis, nicht um einen eigentlich dem Muskel angehörenden Vorgang.

*Die Kohlehydrate.*

Von einem bestimmten Momente an, der annähernd mit dem Maximum der Säure zusammenfällt, enthält der todtenstarre Muskel kein Glykogen mehr, statt dessen den erwähnten Fleischzucker (O. Nasse [3]).

1 E. du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288.
2 C. Voit, Ztschr. f. Biologie IV. S. 77. 1868.
3 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 97. 1869 und XIV. S. 473. 1877.

Man kann das allmähliche Auftreten desselben während des Verschwindens des Glykogens verfolgen und darf ihn daher wohl unbedenklich als Abkömmling des Glykogens betrachten. Man kennt auch keine andere einfache Muttersubstanz für denselben, kennt dagegen ein Ferment im Muskel (s. o. S. 277), welches Kohlehydrate der Stärkegruppe umzuwandeln im Stande ist. Endlich sind auch öfters Zwischenproducte dieser Umsetzung beobachtet worden, so insbesondere Erythrodextrin von LIMPRICHT[1] im Fleisch junger Pferde, und von KÜHNE[2] in nicht ganz frischen Muskeln von Kaninchen. Dieselben müssten eigentlich jedesmal zu treffen sein, wenn vor gänzlichem Verschwinden des Glykogens ein absterbender Muskel untersucht wird. Es ist auf die Zwischenproducte, welche zur Aufklärung des Modus der anscheinend unter der Wirkung eines vom Ptyalin verschiedenen Fermentes vor sich gehenden Umwandlung des Glykogens in Traubenzucker nicht unwesentlich beitragen würden, noch nicht hinreichend gefahndet worden. Versuche mit dem möglichst isolirten Fermente oder auch schon Versuche mit Zusatz von Glykogen zu zerkleinertem Muskelgewebe könnten zur Erkenntnis beitragen.

Wie man den Fleischzucker im Muskel allmählich an Menge in dem todtenstarren Muskel zunehmen sieht, so sieht man ihn, nachdem die Menge einen gewissen Grad erreicht hat, auch wieder abnehmen. Quantitative Bestimmungen des Fleischzuckers sind somit recht mislich, und können nur dann auf Werth Anspruch erheben, wenn unter Beachtung der oben bei den Säurebestimmungen angedeuteten Vorsichtsmassregeln gearbeitet worden ist. Es haben nun solche Bestimmungen ergeben, dass die Menge des Fleischzuckers im todtenstarren Muskel, als Glykogen berechnet, stets weit geringer ist als die des Glykogens im frischen Muskel; so gehen z. B. bei den Froschmuskeln 70 % des Glykogens während des Erstarrens verloren. Werden Muskeln mit verschiedenem Glykogengehalt, aber von demselben Individuum stammend untersucht, so findet man, dass in allen Muskeln ein gleicher Bruchtheil der Kohlehydrate bei der Erstarrung verschwindet, bei Kaninchen durchschnittlich 70—80 %. Die Muskeln, von vornherein verschieden im Glykogengehalt, sind also auch wieder verschieden im Zuckergehalt. Diese Thatsache würde, wenn es nöthig wäre, noch als Stütze für die Zurückführung des Fleischzuckers auf das Glykogen dienen können. Rascherer oder langsamerer Verlauf der Starre, sowie Tetanisiren des ausgeschnittenen Muskels

---

1 LIMPRICHT, Ann. d. Chem. u. Pharm. CXXXIII. S. 293. 1865.
2 W. KÜHNE, Lehrb. d. physiol. Chemie S. 307. Leipzig 1866.

vor Beginn der Starre ändern an der Grösse des Kohlehydratverlustes Nichts.

Der Kohlehydratverlust legt die Frage nahe, ob auch der zweite der neuen Stoffe des todtenstarren Muskels, die Milchsäure etwa von den Kohlehydraten abstamme. Nun ist freilich von Borszczow[1] behauptet worden, auch der ruhende Muskel enthalte schon Lactate; wenn man indes erwägt, dass der von Borszczow verwendete Muskel, das Herz, sehr häufig auch frisch schon sauer reagirend, sich zur Entscheidung der Frage überhaupt gar nicht eignet, und wenn man ferner auch die entgegenstehende Angabe von Folwarczny[2] berücksichtigt, der in neutral reagirendem Herzfleisch die Anwesenheit von Lactaten, deren Nachweis gar nicht schwer ist, bestimmt in Abrede stellt, so dürften zum Mindesten noch genauere Untersuchungen abzuwarten sein. Wird übrigens die Milchsäure neugebildet und nicht nur aus Salzen frei gemacht, so ist die Anwesenheit einer ganz geringen Menge von Milchsäure im Muskel eben so wohl möglich wie die einer Spur Zucker.

An die Entstehung der Milchsäure aus Kohlehydraten ist ihrer längst bekannten Beziehungen zu diesen halber natürlich auch schon früher gedacht worden, ganz besonders aber nachdem das constante Vorkommen von Kohlehydraten im Muskel und Verschwinden derselben bei der Erstarrung festgestellt war. Es kommen hierbei nur die ächten Kohlehydrate, das Glykogen und seine Derivate in Betracht, nicht der Inosit, dessen Vorkommen ein zu beschränktes ist, und von dessen Verwandlungen im Muskel man gar Nichts weiss. Die Milchsäurebildung im Muskel hat bereits oben veranlasst die Gegenwart eines Milchsäure bildenden Fermentes im Muskel als wahrscheinlich zu bezeichnen. Nun ist aber das Ferment noch nicht isolirt, ja es ist noch nicht einmal der Versuch gemacht mit einem Muskelauszuge zugefügte Fleischzuckerlösung unter den nöthigen Cautelen gegen das Eindringen von Pilzen u. s. w. in Milchsäure zu verwandeln. Indes gibt es schon einige andere Gründe, welche die in Rede stehende Annahme stützen können. Zunächst sprechen die Mengenverhältnisse der gebildeten Milchsäure und der verschwundenen Kohlehydrate wenigstens nicht gegen dieselbe, insofern die Menge der letzteren die erstere mehr als hinreichend deckt, wie O. Nasse's[3] Bestimmungen beider Grössen (nach Anbringung der später nothwendig gewordenen Correction der Werthe für die Kohlehydrate) zu ent-

1 Borsczow, Würzburger naturwiss. Ztschr. II. S. 65. 1862.
2 Folwarczny, Wiener med. Wochenschr. 1862. Nr. 4.
3 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 97. 1869 und XIV. S. 473. 1877.

nehmen ist. Auch dürfen wohl mit Recht herangezogen werden die Thatsachen, dass im Allgemeinen bei Froschmuskeln mit der ursprünglich vorhandenen Menge von Kohlehydraten (Glykogen) die Säuremenge steigt, und auch bei Kaninchen in den verschiedenen Muskeln hoher Säuregehalt mit hohem Glykogengehalt zusammenfällt und umgekehrt, und endlich die glykogenfreien Muskeln gehungerter Thiere nicht sauer werden. Sollte LIMPRICHT's[1] Gewinnung von Gährungsmilchsäure aus Muskel-Dextrin bei gewöhnlicher Schizomyceten-Gährung dann als Gegenbeweis angeführt werden, so wäre abgesehen davon, dass es sich im Muskel ja um eine ganz andere Gährung handelt, zu erwidern, dass, wie oben schon erwähnt worden ist, einerseits auch, wenn auch selten, Gährungsmilchsäure im Muskel vorkommt (HEINTZ[2]), und andererseits bei der gewöhnlichen Pilzgährung auch Paramilchsäure gebildet werden kann (MALY[3]). Wodurch es bedingt ist, dass bald mehr von dieser, bald mehr von jener Milchsäure entsteht, lässt sich weder für die gewöhnliche Gährung noch für die Zersetzung im Muskel sagen. Es ist aber eine ganz bekannte Thatsache, dass Gährungen innerhalb gewisser Grenzen verschieden verlaufen.

Die Bildung der Milchsäure aus Glykogen bzw. Fleischzucker als völlig bewiesen angenommen, bleibt nun immer noch ein nicht unbeträchtliches, die Milchsäure an Menge wohl übertreffendes Quantum von Kohlehydraten in bis jetzt unerklärter Weise verschwunden. Der nächstliegende Gedanke wäre die Kohlensäure, welche im erstarrenden Muskel entsteht, auf die verschwundenen Kohlehydrate zu beziehen. Was zuvor das Thatsächliche der Kohlensäurebildung angeht, so hatte HERMANN[4] durch seine Evacuationsversuche genau festgestellt, was von J. RANKE[5] schon nach minder exacten Methoden vermuthet war, dass jeder ausgeschnittene Muskel das Vermögen besitzt (unter den bei der Milchsäurebildung genauer angeführten Bedingungen der Temperatur u. s. w.) eine bestimmte Menge von Kohlensäure zu erzeugen, c. 0,018—0,024 Gewichtsprocente oder ungefähr 15 Volumprocente bei Froschmuskeln, und zwar unabhängig von gleichzeitiger Sauerstoffzufuhr und weiter von den Zuständen, welche er bis zur Erstarrung durchläuft, insbesondere unabhängig davon, ob die Erstarrung in einem kürzeren oder längeren Zeitraum sich vollendet, und ob der Muskel, natürlich vor Kohlensäureabgabe geschützt,

---

1 LIMPRICHT, Ann. d. Chem. u. Pharm. CXXXIII. S. 293. 1865.
2 HEINTZ, ibid. CLVII. S. 314. 1871.
3 MALY, Ber. d. deutsch. chem. Ges. 1864. S. 1567.
4 HERMANN, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln etc. Berlin 1867.
5 J. RANKE, Tetanus S. 151. Leipzig 1865.

noch Contractionen ausführt, welche nur die Kohlensäurebildung beschleunigen, während der in Luft tetanisirte und nachher erst in die Gaspumpe gebrachte Muskel beim Erstarren weniger Kohlensäure bildet.

Somit war im Muskel ein gewisser Vorrath kohlensäurebildender Substanz gefunden, wie schon früher ein Vorrath milchsäurebildender Substanz, und da beide Substanzen unter den gleichen Bedingungen verbraucht zu werden scheinen, so glaubte Hermann (ohne Kenntnis des Kohlehydratgehaltes und Kohlehydratverlustes des Muskels) die Vermuthung aussprechen zu dürfen, dass die Milchsäure und die Kohlensäure die Zersetzungsproducte eines einzigen Muskelbestandtheiles wären. Wenn dieser Bestandtheil nun wirklich das Glykogen oder der Fleischzucker wäre, dessen Verhalten im Muskel offenbar doch gut zu einer solchen Annahme stimmt, so würde sich hieran eine ganze Reihe noch kaum aufgeworfener, geschweige denn schon zu beantwortender Fragen knüpfen. Dieselben würden sich zunächst drehen um die die Zersetzung bedingenden Kräfte und um den Modus der Zersetzung selbst. Ist es nicht unmöglich, dass die Kohlensäure direct aus dem Zuckermolekül entstehe, so ist doch wahrscheinlicher, dass sie erst durch Zerfall der Milchsäure (es sei hier an die Buttersäure-Gährung der Milchsäure als Beispiel erinnert) gebildet wird, dass also das Kohlenstoffatom, ehe es die Form der Kohlensäure angenommen, eine ganze Reihe von Zwischenstufen vom Glykogen aus durchlaufen hat. Bei dieser Oxydation des Kohlenstoffs müssen, weil dieselbe in sauerstofffreien Gasgemengen, wie auch im Vacuum vor sich gehen kann, unter allen Umständen sauerstoffärmere, reducirende Stoffe entstehen, seien dieses nun Theile des ursprünglichen Kohlehydrat- oder Milchsäuremoleküls, oder Theile anderer Muskelbestandtheile, auf Kosten deren Sauerstoffgehaltes die Oxydation sich vollzogen hat. Solche Stoffe sind in dem thätigen Muskel bereits gefunden worden und bei der grossen weiter unten zu erörternden Aehnlichkeit der chemischen Vorgänge in dem thätigen und erstarrenden Muskel auch hier mit Sicherheit zu erwarten. Vielleicht kann die Restitution des erstarrenden Muskels durch sauerstoffhaltiges Blut, und der von Ludwig und A. Schmidt[1] beobachtete Sauerstoffverbrauch im blutdurchströmten ausgeschnittenen Muskel die Richtigkeit dieser Vermuthung schon jetzt bestätigen.

Die eben entwickelte, bis vor Kurzem jedenfalls vollkommen mögliche Vorstellung hat aber einen Stoss erlitten, seitdem Pflüger

1 C. Ludwig und A. Schmidt, Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig. 3. Jahrg. 1868. S. 1. Leipzig 1869.

und STINTZING[1] noch eine zweite, oben S. 285 geschilderte Kohlensäurequelle entdeckt haben, die von der hier angenommenen gänzlich verschieden ist, die bedeutend grössere Mengen von Kohlensäure zu liefern vermag als der nach Abzug des Zuckers und der Milchsäure bleibende Rest von Kohlehydraten. Gänzlich fallen würde die Vorstellung aber, wenn sich herausstellen sollte, dass die neue Kohlensäurequelle die einzige ist. Dafür ist aber der Beweis noch nicht geliefert. Würde er geliefert, so bliebe dann zu untersuchen, was aus dem Rest von Kohlehydraten bei der Starre geworden ist.

Die sehr eingehend studirte Wärmebildung in dem erstarrenden Muskel kann hier nur ohne Besprechung der einzelnen Untersuchungen erwähnt werden, von electrischen Erscheinungen wird hier wie im Folgenden ganz abgesehen.

### 4. *Erklärung der Muskelstarre.*

#### A) Zusammenfassung der Erscheinungen.

Der Prozess der unterhalb einer gewissen, wiederholt angegebenen Temperatur verlaufenden Starre, spontane oder auch Zeitstarre genannt, setzt sich nach dem Vorhergehenden aus einer Anzahl von Veränderungen der Muskelsubstanz zusammen. Diese „Theilerscheinungen der Starre" sind: 1) die Ausscheidung oder Gerinnung des Myosins, 2) die Ausfällung von Kalialbuminat, nicht unumgänglich nöthig, also unwesentlich, ein secundärer Vorgang, daher im Folgenden nicht weiter zu berücksichtigen, 3) der Uebergang von Glykogen in Fleischzucker, 4) die Bildung von Milchsäure aus Fleischzucker, 5) das Freiwerden von Kohlensäure. Man könnte auch vielleicht zusammenfassend und die zuletzt versuchten Beweise für die Umwandlungen und Neubildungen wenigstens zum Theil als vollgültig ansehend sagen: an dem Prozess der Starre betheiligen sich einerseits die Eiweisskörper, wesentlich die äusseren oder mechanischen Veränderungen der Muskeln veranlassend, und andererseits die Kohlehydrate und ein anderer unbekannter stickstofffreier Atomcomplex, die inneren oder chemischen Veränderungen ganz oder zu grossem Theile bedingend.

Es wird nun oft der Ausdruck „Höhe der Starre" gebraucht, ohne dass genau festgestellt ist, dass die Höhepuncte der Theilerscheinungen, der Bildung des Zuckers, der Milchsäure und der Kohlensäure zeitlich vollkommen zusammenfallen. Ja es ist sogar nach den besprochenen Beziehungen dieser Stoffe zu einander wahrschein-

1 PFLÜGER, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 381. 1878 u. STINTZING, ibid. S. 388

lich, dass die genannten Vorgänge in der erwähnten Ordnung einander folgen, wenn sie schon einander so rasch folgen können, dass der zeitliche Unterschied kaum messbar ist. Am allerschwierigsten ist indes das Myosingerinnsel zu beobachten, für dessen vollkommene Bildung man gar keinen Maasstab besitzt. Es ist die Definition des Höhepunctes der Myosinausscheidung überhaupt ganz unmöglich, ausserdem kann man aber, bis der Muskel undurchsichtig wird und sich verkürzt, gar Nichts bestimmtes erkennen; bei der Contraction des anfangs gallertig sich ausscheidenden Myosins, von der Brücke[1] und nach ihm Hermann[2] spricht, handelt es sich, wie Hermann ausdrücklich gesteht, nicht um wirkliche Beobachtungen, sondern nur um Folgerungen aus den Erfahrungen an Muskelplasma.

### B) Allgemeine Bedingungen der Erstarrung.

In das Wesen der Starre wird man, so weit sich nicht schon aus dem Mitgetheilten gewisse Schlüsse ziehen lassen, am ersten einen Einblick erhalten durch Prüfen der in der allgemeinen Muskelphysik Cap. Todtenstarre zum Theil schon erwähnten, hier aber im Zusammenhang aufzuführenden Bedingungen, unter welchen der Muskel starr wird.

Die Muskelstarre stellt sich ein nach dem Tod des ganzen Organismus und ebenso auch an ausgeschnittenen Muskeln, sowie ferner an noch im Körper befindlichen Muskeln des lebenden Thieres, wenn deren Blutzufuhr abgeschnitten wird. Das Aufheben der Circulation durch Unterbinden der Arterien hat diesen zuerst von Stenson[3] in seinen Anfängen wenigstens beobachteten, von Stannius[4] und von Brown-Sequard[5] dann später weiter untersuchten Erfolg indes nur bei warmblütigen Thieren, die Muskeln der Kaltblüter sind in viel höherem Grade von der Blutzufuhr unabhängig.

Es fallen der Starre alle muskulösen Gebilde der Wirbelthiere wie der Wirbellosen anheim.[6] Wo Ausnahmen gefunden sind, oder noch gefunden werden, ist an Störungen von Aussen durch Eintritt von Flüssigkeiten, rasche Entwicklung der Fäulnis oder dergl. zu denken.

---

1 Brücke, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1842. S. 178.

2 Hermann, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin 1867.

3 Stenson, Haller, Elementa Physiologiae corp. human. etc. IV. p. 544. Lausanne 1762.

4 Stannius, Arch. f. physiol. Heilk. XI. S. 1. 1852.

5 Brown-Séquard, Compt. rend. I. p. 855. 1851.

6 In eine allgemeine Behandlung der Starre würden auch die den in Rede stehenden ganz analogen Erscheinungen bei dem Absterben des contractilen Protoplasmas, der Leberzellen u. s. w. gehören.

Die Zeit bis zur völligen Erstarrung ist bei den verschiedenen Thieren verschieden, im Allgemeinen pflegt es zu heissen: die Starre tritt eher bei den Warmblütern als bei den Kaltblütern ein, steht, wie der Erfolg des Abschneidens der Blutzufuhr schon lehrt, in directer Beziehung zu dem Sauerstoffbedürfnis (oder Schnelligkeit des Stoffwechsels). Es sind aber noch nie Versuche unter völlig gleichen Bedingungen, besonders bei gleicher Temperatur gemacht worden. Die tiefere Lage des Temperaturoptimums für die Erstarrung des Froschmuskels und die Beobachtung von CL. BERNARD, dass die Muskeln von vor dem Tode auf 20° C. abgekühlten Warmblütern (Kaninchen) fast ebenso langsam erstarren als die des Frosches, fordern zu neuen eingehenden Prüfungen auf.

Bei derselben Thierart ist es nun möglich den Eintritt der Starre zu beschleunigen und auf der anderen Seite zu verzögern oder gänzlich zu hemmen.

### C) Beschleunigung der Erstarrung.

Zu den beschleunigenden Mitteln gehören

1) die Wärme, wie schon bei den meisten Theilerscheinungen der Starre berichtet ist, für die auch, immer wieder die PFLÜGER'sche Kohlensäurequelle ausgenommen, das Temperaturoptimum das gleiche zu sein scheint. Der beschleunigende Einfluss ist so bedeutend, dass einzelne Gliedmassen auf das Temperaturoptimum erwärmt, bei bestehender Circulation starr werden können (HERMANN[1]). Mit Abnahme der Temperatur geht also die Erstarrung immer langsamer vor sich, sie tritt aber auch bei 0° C. noch ein, wie HERMANN[2] an unter Oel aufbewahrten und vor Bacterien möglichst geschützten Muskeln zeigte.

2) Contractionen sei es des ganzen Thieres vor dem allgemeinen Tode, sei es ausgeschnittener Muskeln. Die Wirkung derselben von BRÜCKE[3] zuerst bezüglich der physikalischen Veränderungen beobachtet, von KÖLLIKER[4], BROWN-SEQUARD[5] u. A. wiederholt bestätigt, erstreckt sich auf alle Theilerscheinungen der Starre.[6] Insofern mechanische Mishandlungen aller Art, wie Zerschneiden,

---

1 HERMANN, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln etc. S. 94. Berlin 1867.
2 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 192. 1871.
3 BRÜCKE, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1842. S. 178.
4 KÖLLIKER, Arch. f. pathol. Anat. X. S. 259. 1856.
5 BROWN-SÉQUARD, Gaz. méd. d. Paris 1857. p. 214.
6 Auch dem practischen Leben ist dieser Einfluss längst bekannt; um den Eintritt der Todesstarre und der ihr folgenden Fäulniss hinauszuschieben werden in den besseren Schlachthäusern die Thiere bei vollkommener Ruhe des Nachts rasch ergriffen und getödtet. Umgekehrt kann man sicher aus dem langen Todeskampf der Fische die rasche Zersetzlichkeit ihres Fleisches zum Theil erklären.

Zerreissen, Quetschen u. s. w. als mechanische Reizungen Contractionen hervorrufen, gehört auch die durch solche Mishandlungen bedingte Beschleunigung des Eintritts der Todtenstarre an diese Stelle. Nur gefrorene Muskeln lassen sich, wie die Darstellung des Muskelplasmas gelehrt hat, ohne Nachtheil zerkleinern. Das Frieren selbst aber kann, wenn man die Kälte rasch einwirken lässt, Hermann's Beobachtungen nach, durch mechanische Reizung ebenfalls Contractionen veranlassen und so die Erstarrung beschleunigen.

3) Dehnung oder Belastung der Muskeln. Straff gespannte Muskeln eilen in der Erstarrung schlaffen so bedeutend voraus, dass E. Krause[1] das Erstarren der Beugemuskeln stark flectirter Glieder übersehen konnte, und nach einigen an ausgeschnittenen Muskeln von Kaninchen und Fröschen, gespannt und schlaff im feuchten Raume aufgehängt, angestellten Versuchen sich zu der Behauptung berechtigt glaubte, dass eine gewisse Spannung des Muskels durchaus nothwendig wäre für das Auftreten der Starre. Der Schluss ist aber falsch, wie Wundt[2] durch erneute, sorgfältige, längere Zeit fortgesetzte Prüfung solcher Muskeln nachwies: auch ganz erschlaffte Muskeln werden starr, nur sehr viel langsamer als gedehnte. E. Krause's Irrthum erklärt sich zum Theil übrigens schon daraus, dass der gespannte Muskel von vornherein sich fester anfühlt, der Grad der Starre aber überhaupt nur nach der Veränderung der mechanischen Eigenschaften des Muskels von ihm bemessen wurde. Die chemischen Veränderungen waren zur Zeit von Krause's Untersuchung noch nicht bekannt. Man überzeugt sich von dem Einfluss der Spannung am besten und schnellsten, wenn man die beiden zu vergleichenden (ausgeschnittenen) Muskeln bei einer nahe dem Temperaturoptimum liegenden Temperatur absterben lässt (O. Nasse[3]). Die in Rede stehende Erscheinung steht in Einklang mit dem von Heidenhain[4] ermittelten Einfluss der Spannung der thätigen Muskeln auf Ermüdung und Säurebildung.

Wahrscheinlich gibt es nun noch Stoffe, die in ganz bestimmter eigenthümlicher Weise die Starre beschleunigen, vergleichbar der Beschleunigung von Fermentprozessen durch bestimmte Substanzen. Das vorliegende thatsächliche Material ist sehr gering, man kennt überhaupt nur Wirkungen auf einzelne Theilerscheinungen, so des Blutes auf die Myosingerinnung (s. o. S. 269), verschiedener Salze und

1 E. Krause, De rigore mortis etc. p. 40. Dissert. Dorpat 1853.
2 Wundt, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 71. Braunschweig 1858.
3 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. XVII. S. 282. 1878.
4 Heidenhain, Mechanische Leistungen etc. bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1864.

Alkaloide auf die Milchsäurebildung, und es ist nicht ohne Weiteres gestattet die an einer Theilerscheinung gemachten Beobachtungen auf die anderen auszudehnen.

Treffen alle oder mehrere beschleunigenden Umstände zusammen, so kann die Starre äusserst rasch eintreten.

### D) Hemmung der Erstarrung.

Bei der Hemmung der Starre ist zu unterscheiden, ob dieselbe eine dauernde oder eine vorübergehende ist.

Dauernd gehemmt oder aufgehoben wird die Starre in allen ihren Theilerscheinungen mit Ausnahme der Kohlensäurebildung oder eines Theiles derselben (s. o.) durch rasches Erhitzen der Muskeln auf Siedetemperatur. Ob auch Alkohol dauernd hemmt, ist noch nicht entschieden. Bleibt der Muskel einige Zeit unter Alkohol, so gerinnt natürlich das Myosin oder die myosinbildende Substanz wie durch Siedehitze, und wenn der Muskel nun wieder in Wasser aufgeweicht würde, könnten nur noch die im Bereiche der Kohlehydrate verlaufenden Zersetzungen (eventuell auch Ausfällung von Kalialbuminat) eintreten, vielleicht auch PFLÜGER's Kohlensäurebildung, worüber indes noch keine Versuche vorliegen, das Bild der Starre wird aber kein vollständiges mehr. DU BOIS-REYMOND [1] hat solchen Muskel freilich nicht wieder deutlich sauer gefunden, doch war die Beobachtungszeit vielleicht nicht lang genug.

Vorübergehende Hemmungen oder Verzögerungen beobachtet man selbstverständlich zunächst, wenn die beschleunigenden Bedingungen so wenig wirksam wie möglich gemacht oder in das Gegentheil verkehrt werden. So tritt im gefrorenen Muskel die Starre nicht ein, so stirbt der Muskel um so später ab, je vollständiger die unten bei dem Stoffwechsel der ruhenden Muskeln näher zu besprechende fortwährende Anregung oder Erregung von dem Nervensystem aus fortfällt. Es ist hier auch der Ort die von LUDWIG und A. SCHMIDT [2] zuerst festgestellte und practisch verwerthete Thatsache zu erwähnen, dass ausgeschnittene Muskeln von Warmblütern bei künstlicher Durchströmung mit sauerstoffhaltigem Blut längere Zeit am Leben erhalten bleiben, vielleicht auch die von A. VON HUMBOLDT [3] und G. VON LIEBIG [4] gemachte Beobachtung, dass ausgeschnittene

1 DU BOIS-REYMOND, Monatsber. d. Berliner Acad. S. 288. 1859.

2 C. LUDWIG u. A. SCHMIDT, Arbeiten a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig. 3. Jahrg. 1868. S. 1. Leipzig 1869.

3 A. v. HUMBOLDT, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser II. S. 282. Posen u. Berlin 1797.

4 G. v. LIEBIG, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 393.

Froschmuskeln in sauerstoffhaltigen Gasgemengen länger erregbar bleiben und später starr werden als in sauerstofffreien. Ja es vermag das sauerstoffhaltige Blut sogar, wie Stannius und Brown-Sequard in ihren oben citirten Experimenten durch Lösung der Arterien-Ligatur der starren Muskeln zuerst gezeigt haben, Brown-Sequard dann auch an ausgeschnittenen Muskeln durch Zuleitung eines künstlichen Stromes defibrinirten Blutes, wenn die Starre nur erst einen gewissen, nicht näher definirbaren Grad erreicht hat, die normale Beschaffenheit des Muskels in jeder Beziehung wieder herzustellen. Aber auch in Fällen, in welchen die Blutcirculation allein die Starre nicht zu lösen vermochte, gelang Preyer [1] noch die Restitution, wenn er den Muskel vor Einwirkung der Circulation in 10% Kochsalzlösung badete, das Myosin also löste.

Endlich gehört noch hierhin Hemmung der Starre durch concentrirte Lösungen neutraler Alkalisalze, beruhend auf der Beschlagnahme des für die Zersetzungen nöthigen Wassers durch die Salzmoleküle (du Bois-Reymond [2], O. Nasse [3]), sowie die Hemmung durch bestimmte Stoffe verschiedener Art, welche in ähnlicher Weise specifisch hemmend wirken, wie die oben angeführten beschleunigenden (O. Nasse).

Nur bei genauster Berücksichtigung und Würdigung aller dieser Bedingungen wird sich die wie es scheint für jede Thierart und so auch für den Menschen specifische Reihenfolge [4], in welcher bei allgemeinem Tode die Muskeln erstarren, erklären lassen.

### E) Wesen der Vorgänge bei der Erstarrung.

Von einer Theilerscheinung der Starre, der Säurebildung, sagt du Bois-Reymond auf Grund deren Abhängigkeit von Temperatur, ihrer Vernichtung durch Siedehitze, ihrer Hemmung durch concentrirte Salzlösungen, dass man sich nicht leicht der Vorstellung erwehren könne, dass man es hier mit einem wahren Gährungsvorgange zu thun habe, bei der Myosingerinnung ist an die zu den fermentativen Vorgängen zu rechnende Gerinnung des Blutfaserstoffs erinnert worden, für die Zuckerbildung ist ein Ferment bereits isolirt, nur für die Kohlensäurebildung kennt man nicht nur noch kein Ferment, sondern gegen Hermann's aus der Unabhängigkeit der Kohlensäurebildung von der Sauerstoffzufuhr geführten Beweis,

1 Preyer, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864. S. 769.
2 du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288.
3 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 138. 1875.
4 Vgl. oben Allg. Muskelphysik S. 140.

dass es sich bei derselben nicht um eine Oxydation im gewöhnlichen Sinne sondern um einen Zerfall, einen Spaltungsprocess ähnlich der Spaltung des Zuckermoleküls in der Hefe handelt, dass die Kohlensäurebildung überhaupt unter denselben Bedingungen wie die Milchsäurebildung vor sich geht, haben PFLÜGER und STINTZING auf Grund der mehrfach erwähnten Versuche eingewendet, dass die Kohlensäure, weil auch bei der Temperatur des siedenden Wassers sich bildend, unmöglich einer Fermentation, sondern einer Dissociation ihre Entstehung verdanke. Es ist indes noch einmal darauf aufmerksam zu machen, dass der Möglichkeit einer zwiefachen Kohlensäurequelle Nichts entgegensteht.

Immerhin kann demnach die Erstarrung zu einem Theile, und zwar dem grössten, als ein Fermentprocess aufgefasst werden; es ist daher weiter die Frage zu erörtern, ob ein einziges Ferment oder mehrere die Zersetzungen veranlasse. Ohne eine Entscheidung durch Versuche über die Isolirung der Fermente abzuwarten, wird man es schon als wahrscheinlich bezeichnen dürfen, dass mehrere Fermente in Wirkung kommen, weil die sonst bekannten Fermente stets nur eine einzige Art von Spaltung hervorrufen können. Wenn man für die Annahme nur eines Ferments geltend machen will, dass die Theilerscheinungen immer zusammen verlaufen, so kann dagegen angeführt werden, dass dieses streng genommen überhaupt nicht der Fall ist, da erst Zucker entstehen muss, damit Milchsäure gebildet werden kann, besonders aber, dass sehr wohl verschiedene Fermente unter den gleichen Bedingungen stehen und daher im gewöhnlichen physiologischen Gang der Dinge sehr wohl stets zu gleicher Zeit wirken können. Nun wird aber sogar eine gewisse Unabhängigkeit der Theilerscheinungen von einander behauptet, doch ist nicht Alles, was hier angeführt wird, einwurfsfrei. Wenn DU BOIS-REYMOND die Thatsache, dass gebrühter Muskel nicht mehr sauer wird, als Gerinnung des Muskelfaserstoffs ohne Säurung des Muskels hinstellt, so ist doch daran zu erinnern, dass es sich in diesem Falle, was DU BOIS freilich damals nicht wissen konnte, um eine ganz andere Gerinnung des Myosins als bei seiner Ausscheidung bei Erstarrung handelt, wie das Verhalten gegen Kochsalzlösung zeigt, und dass die Säurung, wie DU BOIS kurz vorher selbst auseinandersetzt, durch rasches Erhitzen des Muskels überhaupt jedes Mal unmöglich gemacht wird. Ebenso ist die von DU BOIS herangezogene Erscheinung saurer Reaction in nicht starrem Muskel nicht in diesem Sinne zu verwerthen, seitdem erwiesen ist, dass das Herz bei voller Leistungsfähigkeit sauer reagiren kann. Wenn die Muskeln verhungernder Kanin-

chen nicht sauer werden (Cl. Bernard), so ist immer noch die Möglichkeit vorhanden, dass die anfänglich entstandene Milchsäure, deren absolut nothwendige Menge überdies vielleicht so gering ist, dass sie übersehen werden könnte, unter Kohlensäurebildung sich zersetzt habe, von deren Auftreten in diesem Falle übrigens Nichts bekannt ist. Ueber die Reihenfolge der Myosingerinnung und der Säurebildung weiss man gar Nichts, nur könnte man, da Kühne [1] eine Beförderung der Gerinnung des Plasmas durch Milchsäure dargethan hat, geneigt sein, die Milchsäurebildung für das zeitlich frühere zu halten, keinenfalls aber wohl die gesammte, denn wie sich leicht durch eigends darauf gerichtete Beobachtungen zeigen lässt, kann ein Muskel vollkommen starr, d. h. fest geronnen erscheinen, bevor das Maximum der Säure erreicht ist. Jedenfalls geht aus Alle dem hervor, dass eine Unabhängigkeit der Theilerscheinungen von einander noch gar nicht bewiesen ist, wohl zu merken wieder mit Ausnahme der einen Bildungsweise der Kohlensäure, die nicht wie die anderen Prozesse durch Siedehitze unterbrochen wird, möglicher Weise aber gar nicht mehr zu den Theilerscheinungen der Starre gehört. Vielleicht führen zur Entscheidung Versuche, in welchen eins der Substrate dauernd unlöslich gemacht wird, wie die myosinbildende Substanz beim Einlegen des Muskels in Alkohol, oder Versuche mit beschleunigenden oder hemmenden Substanzen, die möglicher Weise doch die verschiedenen hypothetischen Fermente verschieden beeinflussen, wie denn aus einer Untersuchung von O. Nasse [2] über die Wirkung der Kohlensäure schon hervorzugehen scheint, dass Zuckerbildung und Säurebildung bei Anwesenheit von Kohlensäure mit verschiedener Schnelligkeit verlaufen.

### 5. *Besondere Arten der Starre.*

Nachdem bisher ausschliesslich von der spontanen oder Zeitstarre mit genauer Angabe der obersten erlaubten Temperaturgrenze und von der einen als Wärmestarre bezeichneten Modification derselben (s. oben. S. 292) die Rede gewesen ist, ist nun noch übrig einige besondere Arten von Starre zu erwähnen, zugleich mit der Erörterung, ob und wie weit dieselben von der spontanen Starre abweichen.

Vollkommen übereinzustimmen scheint mit der spontanen Starre dieselbe Temperaturgrenze vorausgesetzt die Wasserstarre, die

1 Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 231.
2 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 471. 1877.

Summe der Veränderungen, welche eintreten, wenn der Muskel in destillirtes Wasser gelegt wird, oder noch rascher, wenn durch die Blutgefässe destillirtes Wasser getrieben wird. Man könnte von vornherein denken, dass etwa die Myosinausscheidung eine andere wäre wie bei der spontanen Starre, wie auch bei dem Eintropfen von Muskelplasma in destillirtes Wasser das ausgeschiedene Myosin als einfache Ausfällung von dem eigentlichen Product des fermentativen Gerinnungsprocesses verschieden sein könnte in der Art, dass bei passender Lösung aus jenem Wasser-Myosin wieder eine gerinnungsfähige Flüssigkeit sich gewinnen liesse; es ist aber auf diesen Punct noch nicht hinreichend geachtet worden. Möglicher Weise liegen indes bei dem Muskel die Dinge doch etwas anders als bei dem Muskelplasma, da der wirklichen Ausfällung des Myosins, an der Undurchsichtigkeit des Muskels zu erkennen, deutlich Zuckungen vorangehen, die lange bekannt und oft Gegenstand der Untersuchung gewesen sind (vgl. die allgem. Muskelphysik). Von den anderen Theilerscheinungen ist nur bekannt, dass der Gesammtverlust des Muskels an Kohlehydraten eben so gross ist wie bei der spontanen Starre, und dass sich Säure bildet. Der Muskel kann aber, wenn er schon ganz geschwollen und weiss ist, noch neutral reagiren (du Bois-Reymond [1]), die ganze Menge der Säure entwickelt sich erst allmählich. Zur Aufklärung der Beziehungen der einzelnen Theiler scheinungen der spontanen Starre zu einander kann dieses Verhalten natürlich Nichts beitragen.

Von den der Starre ähnlichen Veränderungen, welche entstehen, wenn der Muskel direct mit gewissen dem Organismus ganz fremden oder in anderen Mengeverhältnissen zukommenden Substanzen in Berührung gebracht, oder selbige ihm durch das Blut zugeführt werden, — man könnte sie zusammenfassend als chemische Starre bezeichnen — lässt sich nichts Allgemeines sagen, es müsste jede einzelne Art, wie die von Kölliker [2] entdeckte Veratrinstarre, die von Coze [3], Kussmaul [4] und H. Ranke [5] beobachtete Chloroformstarre u. s. w. genau nach allen Richtungen hin untersucht werden. Da würden sich dann wahrscheinlich bedeutende Verschiedenheiten zwischen den äusserlich ganz gleich erscheinenden Arten finden. Nur die Säurestarre kennt man etwas näher. Man weiss durch Kühne

1 du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288.
2 Kölliker, Arch. f. pathol. Anat. X. S. 259. 1856.
3 Coze, Compt. rend. XXVIII. p. 534. 1849.
4 Kussmaul, Prager Vjschr. II. S. 67. 1856 u. Arch. f. pathol. Anat. XIII. S. 289. 1858.
5 H. Ranke, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 209.

und HERMANN von der Milchsäure, dass sie in starker Verdünnung den Eintritt der Todtenstarre beschleunigt, von den stärkeren Säuren ebenfalls in sehr verdünnter Form, nach Beobachtungen am Muskelplasma wie am frischen Muskel, dass sie anfangs Myosin fällen, im lebenden Muskel nach mehr oder minder heftigen Zuckungen, denn die verdünnten Säuren sind Muskelreize, dann aber das Myosin wieder lösen, so dass es jedenfalls nicht zum vollkommenen Bild der Starre kommt. Ein nachträgliches theilweises Lockern des Myosingerinnsels soll nach KÜHNE auch die in dem Muskel selbst entwickelte Milchsäure bewirken können, daher der todtenstarre Muskel schon wieder weicher wird, bevor es zur lösenden Fäulniss kommt. Wie bei Behandlung mit verdünnten Mineralsäuren die übrigen Theilerscheinungen sich entwickeln, ist unbekannt, doch lassen schon J. MUNK's Angaben über die grosse Empfindlichkeit des zuckerbildenden Fermentes vermuthen, dass die Entwicklung nicht vollkommen ist. Damit stimmt auch überein, dass es bei den stärkeren Säuren nicht zur Kohlensäureentwicklung kommt, nur zum Freiwerden der früher erwähnten fest gebundenen. Einzig in Kohlensäure scheint nach den übereinstimmenden Mittheilungen von G. VON LIEBIG [1], J. RANKE [2] und HERMANN [3] die Erstarrung vollkommen zu werden und zwar rascher als in atmosphärischer Luft. Auch kommt es hier nach HERMANN sicher zur Bildung von Milchsäure, und ist der Kohlehydratverlust nach O. NASSE [4] sicher eben so gross wie bei dem in atmosphärischer Luft erstarrten Muskel, nur scheinen in den späteren Zeiten der Starre, lange nach der vollständigen Gerinnung des Myosins, die einzelnen Prozesse nicht mehr in derselben Weise neben einander zu verlaufen wie bei normaler Erstarrung.

1 G. v. LIEBIG, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 393.
2 J. RANKE, ibid. 1864. S. 320.
3 HERMANN, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln S. 54. Berlin 1867.
4 O. NASSE, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 471. 1877.

# ZWEITES CAPITEL.

# Der Stoffwechsel der Muskeln.

## Einleitung.

## Die Untersuchungsmethoden.

Die Methoden der Erforschung des Stoffumsatzes in dem Muskel sind für die beiden zu unterscheidenden Zustände desselben: Ruhe und Thätigkeit im Wesentlichen die gleichen, wenn sich auch die eine für diesen, die andere für jenen Zustand mehr oder ausschliesslich eignet. Es sind in erster Linie Beobachtungen angestellt an den ausgeschnittenen Muskeln selbst, indem die chemische Zusammensetzung von entsprechenden Muskeln beider Körperhälften eines Thieres oder mindestens von zwei möglichst gleichen Individuen derselben Thierspecies in verschiedenen Zuständen, wie in Ruhe oder nach geringerer oder grösserer Arbeitsleistung, ermittelt wurde. Es leiden aber die meisten nach dieser von HELMHOLTZ[1] begründeten Untersuchungsweise angestellten Beobachtungen an einem doppelten Fehler, auf welchen HERMANN[2] zuerst aufmerksam gemacht hat. Einestheils hat das Studium der Bedingungen für die Todtenstarre gelehrt, dass Contractionen die Entwicklung der Starre beschleunigen; man wird also im günstigsten Falle, d. h. wenn man, falls dies überhaupt möglich ist, beide mit einander zu vergleichenden Muskeln in einem bestimmten Momente brüht, wodurch man also die eigentlichen Fermentvorgänge unterbricht, nur einen ruhenden Muskel mit einem sowohl durch Contractionen als auch durch Starre veränderten Muskel vergleichen, den Antheil der durch die Thätigkeit veranlassten Veränderungen nur schwer oder gar nicht bestimmen können. Dieser Antheil liesse sich überhaupt nur bestimmen, wenn die Veränderungen durch Thätigkeit und Erstarrung verschieden wären; das scheint aber nach dem bei der Starre bereits Besprochenen nicht der Fall zu sein, insofern die Grösse der überhaupt zu messenden Zersetzungen in einem erstarrten Muskel dieselbe bleibt, wenn er erst nach langen

1 HELMHOLTZ, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1845. S. 72.
2 HERMANN, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln S. 84. Berlin 1867.

heftigen Contractionen starr wird. Werden nun aber die Muskeln nicht gebrüht, und dieser zweite Fehler ist eben sehr häufig oder meist begangen worden, sind also die Prozesse in dem ausgeschnittenen absterbenden Muskel sämmtlich nicht unterbrochen, so werden nun beide Muskeln während der Vorbereitungen zur Untersuchung, die nur bei der Prüfung der Reaction so gut wie keine Zeit in Anspruch nehmen, starr, und es wird sich entweder gar kein Unterschied zeigen, oder ein Unterschied wie zwischen zwei in verschiedenen Stadien der Starre befindlichen Muskeln, da ja in dem thätiger gewesenen Muskel die Starre in allen ihren Theilerscheinungen sich rascher entwickelt. Sichere Schlüsse auf die Vorgänge bei der Thätigkeit des Muskels lassen sich hieraus natürlich nicht ziehen.

Man kann aber auch zwei Muskeln, die bei erhaltener Circulation eine Zeit lang in verschiedenen Thätigkeitszuständen sich befunden hatten, auf ihre Zusammensetzung mit einander vergleichen. Da ist denn auch wieder zur Vermeidung des zuletzt gedachten Fehlers nach dem Ausschneiden der Muskeln durch sofortiges Brühen wenigstens ein Theil der weiteren Zersetzungen abzuschneiden, und bei der Beurtheilung von etwa gefundenen Unterschieden die Würdigung der Wirkung des Blutstromes, der vielleicht Zersetzungsproducte wegführt, neue Stoffe dafür zuführt, nicht zu vergessen.

Eine zweite von Ludwig[1] eingeführte Methode sucht den Stoffumsatz im Muskel durch Untersuchung des ein- und austretenden Blutes zu ermitteln, hat übrigens bis jetzt fast nur zur Kenntnis der Muskelathmung beigetragen.

Die dritte Methode endlich, die wohl von Lehmann[2] zuerst in ausgedehnterem Maasse benutzt ist, vergleicht miteinander, wenn sie vollkommen ist, unter Berücksichtigung der Einnahmen, die Ausgaben des Gesammtorganismus bei Thätigkeit, bei Ruhe und unter Ausschaltung eines Theiles oder sämmtlicher willkürlicher Muskeln.

Die verschiedenen Methoden controliren sich nicht nur, sondern sie ergänzen sich auch; das ist sehr wichtig, weil durch einige nur der eine Theil des aus Verbrauch und Ersatz bestehenden Stoffwechsels zu verfolgen ist. Auch muss noch besonders bemerkt werden, dass die Ergebnisse des Gesammtstoffwechsels nur dann verwerthbar sind, wenn sie mit den Resultaten der anderen Untersuchungen übereinstimmen; wichen sie ab, so wäre an eine Compensation

1 Sczelkow, Sitzungsber. d. Wiener Acad. Mathem.-naturwiss. Cl. XLV. S. 171. 1862.

2 C. G. Lehmann, R. Wagner's Handwörterb. d. Physiol. II. S. 21. Braunschweig 1844.

durch gleichzeitige Veränderungen des Stoffwechsels in anderen Organen zu denken.

Die chemischen Veränderungen des Muskels sollen nun wie bei der Starre an den einzelnen Bestandtheilen in der früheren Reihenfolge besprochen werden, nur soll der Einzelbesprechung die Darstellung des Gaswechsels des Muskels vorausgeschickt werden, theils weil derselbe für die Erkenntnis der Vorgänge im Muskel von grosser Wichtigkeit ist, theils weil so am wenigsten über den nicht ohne Weiteres klaren Zusammenhang des Gaswechsels mit den anderen Zersetzungen präjudicirt wird.

## I. Der Stoffumsatz in der Ruhe.

Die Trägheit des Umsatzes in der Ruhe erschwert nicht unbedeutend die Erforschung desselben, macht eine Verwendung der Kaltblüter mit ihrem an und für sich schon langsamem Stoffwechsel fast ganz unthunlich. Die Möglichkeit den Stoffwechsel des ruhenden Muskels zu ermitteln ist aber dadurch gegeben, dass er einerseits noch mehr geschwächt, und andererseits, ohne dass es zur Thätigkeit kommt, verstärkt werden kann. Die Schwächung wird hervorgebracht durch Trennung des Muskels von den nervösen Centralorganen, sei es mechanisch, sei es durch Gifte. Schon ein ausgeschnittener Muskel mit langem Nerven stirbt eher ab, als wenn der Nerv dicht an der Eintrittsstelle abgeschnitten ist (H. Munk [1]), und noch rascher, wenn er in Verbindung geblieben mit dem Rückenmark. Die hauptsächlichsten Beweise für eine fortwährend von den Centralorganen ausgehende Anregung des Stoffwechsels werden erst durch die unten anzuführenden, von Röhrig und Zuntz, Pflüger, Colasanti, Chandelon u. A. ermittelten Thatsachen geliefert. Dieser Tonus, chemischer Tonus, wie Röhrig und Zuntz ihn nennen, in welchem sich der normale Muskel im Körper stets befindet, ist ein Reflextonus, und kann daher herabgesetzt werden sowohl in seinem centrifugalen Theile, wie bereits bemerkt, durch mechanische Trennung des Muskels von den Centralorganen oder Lähmung der Muskelnerven durch Curare, Morphium u. s. w., wie auch in seinem centripetalen Theile durch Verminderung der den Tonus auslösenden Reize, so u. A. durch Gleichmachen der Temperatur der Haut und ihrer Umgebung. Umgekehrt ist es auch möglich von der Peripherie her den Tonus und so den Stoffumsatz des Muskels zu verstärken, so von den Hautnerven aus vermittelst Reizung durch Abkühlung, von dem Opticus

---

1 H. Munk, Allg. med. Centralztg. 1860. Nr. 8.

aus vermittelst Belichtung u. s. w.. Auch durch vermehrte Spannung lässt sich der Stoffwechsel, wie HEIDENHAIN's[1] Untersuchungen gelehrt haben, nicht unbedeutend erhöhen.

### *1. Der Gaswechsel des ruhenden Muskels.*

Die erste Gruppe der hierher gehörigen Untersuchungen bezieht sich auf ausgeschnittene Muskeln kaltblütiger Thiere, von denen aber aus den besprochenen Gründen von vornherein wenig zu erwarten ist. Alle Beobachter: DU BOIS-REYMOND[2], G. VON LIEBIG[3], VALENTIN[4], MATTEUCCI[5], HERMANN[6] stimmen darin überein, dass der ruhende Muskel Kohlensäure abgibt, und zwar unabhängig vom Blutgehalt, sowie auch in sauerstofffreien Gasgemengen. Ebenso ist auch zuerst von LIEBIG und dann weiter von den anderen genannten Autoren mit immer mehr vervollkommneten Methoden eine Sauerstoffaufnahme, ebenfalls unabhängig vom Blutgehalt, dargethan worden. Nun zwingen aber schon VALENTIN's, von HERMANN durch ganz exacte Versuche bestätigte Angaben über einen, dem beschriebenen ähnlichen Gaswechsel des absterbenden, des abgestorbenen und sogar des faulen Muskels zur grössten Vorsicht in der Verwendung jener Thatsachen. HERMANN bezieht in Folge dessen den Gaswechsel des ausgeschnittenen Muskels, den er mit Vergrösserung der Oberfläche zunehmen sah, wesentlich auf faulige Prozesse, die hauptsächlich auf der Oberfläche des Muskels und weiter auf freien Schnittflächen verlaufen. Dies gilt ganz besonders für den Sauerstoffverbrauch. Einem möglicher Weise zu machenden Einwande, dass die Versuche mit Vergrösserung der Oberfläche gar nicht beweisend seien, weil ja selbstverständlich dadurch die Aufnahme des Sauerstoffs erleichtert werde, begegnet HERMANN durch den Vergleich mit frischen, wärme- oder wasserstarren Muskeln, der keinen Unterschied in dem Sauerstoffverbrauch ergab. Immerhin darf eine physiologische Sauerstoffaufnahme seitens des ausgeschnittenen Froschmuskels, der geringen Menge wegen übrigens der Bestimmung sich vollkommen entziehend, doch nicht ganz geleugnet werden. Für dieselben sprechen die schon von ALEXANDER VON HUMBOLDT[7] und ferner von LIEBIG und von

1 R. HEIDENHAIN, Mechanische Leistung etc. bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1864.

2 DU BOIS-REYMOND, mündliche Mittheilung an G. v. LIEBIG, in des letzteren Arbeit angeführt.

3 G. v. LIEBIG, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 393.

4 VALENTIN, Arch. f. physiol. Heilk. XIV. S. 431. 1855.

5 MATTEUCCI, Compt. rend. I. 1856.

6 L. HERMANN, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin 1867.

7 A. v. HUMBOLDT, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser II S. 282. Posen u. Berlin 1797.

Hermann gemachten Beobachtungen über die längere Erhaltung der Lebenseigenschaften des Muskels in sauerstoffhaltigen Gasgemischen gegenüber solchen, die frei von Sauerstoff sind, natürlich aber nur indifferente Gase wie Wasserstoff, Stickstoff, Kohlenoxyd enthalten. Dünne Muskeln, wie z. B. den Sartorius sah Hermann in Sauerstoff eher absterben als in Wasserstoff, und erklärt diese Erscheinung durch ein Ueberwiegen der die Fäulnis begünstigenden und den dünnen Muskel in seiner ganzen Masse rasch zerstörenden Wirkung über die erhaltende des Sauerstoffs. Wie die Sauerstoffaufnahme so stammt auch gewis die Kohlensäurebildung, wenn nicht ganz, so doch zum grossen Theil, von Fäulnisprozessen an der Oberfläche des Muskels, eine neue Complication tritt hier aber ein durch die oben mitgetheilte Kohlensäurebildung in dem erstarrenden Muskel. Der Vieldeutigkeit der Resultate wegen ist die ganze Untersuchungsmethode überhaupt wohl aufzugeben.

Wer zuerst venöses Blut aus den Muskelvenen hat ausfliessen gesehen, lässt sich nicht mehr feststellen. Cl. Bernard[1] bemerkt bei Anführung der Thatsache selbst, dass der durch Nervendurchschneidung gelähmte Muskel ein weniger dunkles Venenblut besitze, ohne jedoch auf eine Erklärung dieses Falles von bis unter die Ruhe herabgesetztem Stoffwechsel einzugehen. Die wichtigsten der in diese zweite Gruppe gehörigen Untersuchungen sind im Ludwig'schen Laboratorium gemacht worden. Zunächst arbeitete Sczelkow[2] mit dem (ruhenden) Muskel des lebenden Thieres, das einströmende arterielle Blut (A) mit dem aus der Vena profunda femoris ausströmenden (VR) vergleichend auf seinen mittelst der Gaspumpe von Ludwig ermittelten Gasgehalt. Es wurden folgende Werthe für den Gehalt des Blutes an Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure (locker- und festgebundene), in Volumprocenten des Blutes berechnet auf 0° und 1 Meter Quecksilberdruck erhalten.

| | | O | N | $\Sigma CO_2$ | $Q = \frac{CO_2}{O}$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Vers. 1 | A | 16,289 | 0,931 | 28,389 | |
| | VR | 8,217 | 0,951 | 34,260 | |
| Vers. 2 | A | 12,083 | 1,108 | 27,103 | |
| | VR | 4,389 | 1,080 | 34,404 | 0,949 |
| | VB | 4,680 | 1,318 | 39,530 | 1,679 |
| Vers. 5 | A | 17,334 | 1,636 | 24,545 | |
| | VR | 7,500 | 1,364 | 31,586 | 0,716 |
| | VB | 1,265 | 0,923 | 34,881 | 0,643 |

1 Cl. Bernard, Leçons sur les propriétés des tissus vivants p. 221. Paris 1857.
2 Sczelkow, Sitzungsber. d. Wiener Acad. Mathem.-naturwiss. Cl. XLV. S. 171. 1862.

Es findet hiernach in den ruhenden Muskeln fortwährend eine lebhafte Kohlensäurebildung statt, im Mittel aus allen Versuchen Sczelkow's eine Zunahme um 6,71 % in dem durchströmenden Blute, und auch ein starker Sauerstoffverbrauch, im Mittel eine Abnahme von 9 % im Blute.

Ludwig und A. Schmidt[1] schlugen dann ein neues Verfahren ein, dessen Princip darin bestand, einen künstlichen Strom frischen, faserstofffreien Blutes desselben Thieres, 18—20° C. warm, durch die eben ausgeschnittenen Muskeln, M. biceps und semitendinosus vom Hunde, zu leiten und wiederum die Veränderung dessen Gasgehaltes auf dem Wege durch den Muskel festzustellen. Die Versuche betrafen somit Muskeln mit stark herabgesetztem Stoffwechsel, denn zu der Trennung derselben von den Centralorganen kommt noch die abnorm niedere Temperatur. Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe war auch hier zu erkennen, durchschnittlich aber im Verhältnis zur Sauerstoffaufnahme eine grössere Kohlensäurebildung als in der Versuchsreihe von Sczelkow. Auch beim Durchleiten von sauerstofffreiem Blut fand noch Kohlensäureabgabe statt. Ludwig und Schmidt schliessen hieraus auf eine dem ausgeschnittenen Muskel eigenthümliche, mit dem Absterben einhergehende Kohlensäurebildung, entsprechend der von Hermann am ausgeschnittenen Froschmuskel nachgewiesenen. Eine Abhängigkeit, Wachsen, des Sauerstoffverbrauches von der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes, wie sie Ludwig und Schmidt behaupteten, findet nach Pflüger's[2] theoretischen Auseinandersetzungen und experimentellen, hauptsächlich von D. Finkler[3] beigebrachten Beweisen nicht statt, es ist der Sauerstoffverbrauch, natürlich innerhalb gewisser Grenzen, unabhängig von der Strömungsgeschwindigkeit.

Auch die letzte Versuchsreihe aus dem Ludwig'schen Laboratorium von Minot[4] betrifft den ausgeschnittenen Muskel des Hundes. Es wurde hier durch denselben nur Blutserum geleitet und zwar fast sauerstofffrei, und dessen Kohlensäuregehalt erhöht gefunden, vorausgesetzt, dass das eintretende Serum nicht mehr Kohlensäure enthielt, als nach Schütteln mit Sauerstoff zurückbleibt. Im anderen Falle konnte die Kohlensäureabgabe seitens des Muskels verhindert, ja sogar Kohlensäure von dem Serum an den Muskel abgegeben werden. Wie weit bei diesen Versuchen die Kohlensäurebildung,

---

1 E. Ludwig u. A. Schmidt, Arbeiten a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig. 3. Jahrg. 1868. S. 1. Leipzig 1869.
2 Pflüger, Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 48. 1872 und X. S. 251. 1875.
3 D. Finkler, ibid. X. S. 368. 1875.
4 Minot, Arb. a. d. physiol. Anstalt z. Leipzig. XI. Jahrg. 1876. S. 1. Leipzig 1877.

deren Unabhängigkeit von der Sauerstoffaufnahme wieder sehr bemerkbar ist, von der unzweifelhaft im Muskel allmählich eintretenden, durch Blutzufluss wiederholt zu hebenden Starre abhängt, lässt sich nicht entscheiden.

Die dritte Gruppe von Beobachtungen, aus denen für die Athmung des ruhenden Muskels Schlüsse gezogen werden können, umfasst verschiedene, z. Th. ursprünglich zu ganz anderen Zwecken ausgeführte Arbeiten, alle aber betreffend den gesammten Gasaustausch des Körpers und zwar einerseits bei Ausschaltung von Muskelgruppen oder Herabsetzung des Stoffwechsels in einem Theil oder sämmtlichen Muskeln, andererseits unter Erhöhung des Stoffwechsels. Der Gedanke der Ausschaltung von Muskelgruppen findet sich zuerst bei LUDWIG und SCZELKOW [1], die angewendete Methode, Unterbrechung des Blutstromes durch Compression der Aorta führte indes nicht zum Ziele. Dagegen ist viel zu lernen aus den Untersuchungen bei herabgesetztem Stoffumsatz der Muskeln. Zuerst haben RÖHRIG und ZUNTZ [2] ein ganz enormes Sinken der Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme in Folge von Curarevergiftung während künstlicher Respiration beobachtet, und zwar wie ZUNTZ [3] in einer zweiten Mittheilung angibt, ein Sinken etwa auf die Hälfte der vor der Vergiftung erhaltenen Werthe. PFLÜGER [4] bestätigte dies Verhalten, fand im Mittel den Sauerstoffverbrauch während einer energischen Curarenarkose um 35,2 %, die Kohlensäureausscheidung um 37,4 % bei Kaninchen verringert, und glaubt aus diesen so nahe bei einander liegenden Zahlen abnehmen zu dürfen, dass beide Prozesse in relativ gleicher Stärke durch die Vergiftung betroffen werden. Endlich hat COLASANTI [5], als er auf PFLÜGER's Veranlassung reines und mit Curare versetzes Blut durch je einen Hinterschenkel eines Hundes leitete, Kohlensäurebildung und Sauerstoffaufnahme in beiden Fällen gleich gefunden, und so den strengen Beweis geliefert, dass es sich bei der Curarevergiftung nicht um eine unmittelbare Hemmung der Spaltungs- und Oxydationsvorgänge im Muskel, sondern nur um Aufhebung einer Einwirkung vom Rückenmark aus handelt.

Wie das Curare, so setzt auch das Morphium nach den Mittheilungen von VON BOECK und J. BAUER [6] sowie von JOLYET [7] den Gas-

1 SCZELKOW, Sitzungsber. d. Wiener Acad. Mathem.-naturwiss. Cl. XLV. S. 171. 1862.
2 RÖHRIG u. ZUNTZ, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 57. 1871.
3 ZUNTZ, ibid. XII. S. 522. 1876.
4 PFLÜGER, ibid. XVIII. S. 247. 1878.
5 COLASANTI, ibid. XVI. S. 257. 1877.
6 VON BOECK und J. BAUER, Ztschr. f. Biologie X. S. 336. 1874.
7 JOLYET, Gaz. méd. d. Paris 1875. No. 7.

wechsel bedeutend herab; ob die Verhältnisse aber ganz so liegen, wie bei der Curarevergiftung, d. h. ob kein unmittelbarer Einfluss auf die Vorgänge in der Muskelsubstanz besteht, ist noch nicht klar gelegt. Es muss offenbar in jedem einzelnen Falle ein strenger Beweis verlangt werden, seitdem man eine Einwirkung der Alkaloide und verschiedener anderer Stoffe (s. oben S. 302) auf die Geschwindigkeit der Zersetzung des absterbenden Muskels kennen gelernt hat.

Die Curarevergiftung unterscheidet sich also nicht wesentlich von der mechanischen Trennung der Muskeln von den nervösen Centralorganen durch Durchschneidung der Nerven oder Durchschneidung des Rückenmarks an gewissen Stellen. Nach dieser Operation sahen ERLER[1], sowie PFLÜGER[2] bei Kaninchen ebenfalls ein bedeutendes Sinken des Gasumtausches, natürlich aber an Grösse zurückbleibend hinter der Abnahme des Gaswechsels bei der sämmtliche willkürliche Muskeln betreffenden Curarevergiftung. Auch darf hier wohl erwähnt werden, dass VOIT[3] die Kohlensäureausgabe eines durch Bruch des achten Brustwirbels in der unteren Körperhälfte gelähmten Mannes achtzehn Tage nach der Verletzung weit geringer fand, als seinem Körpergewicht und Ernährungsverhältnissen entsprach.

Der Tonus, unter welchem sich die Muskeln befinden, kann aber auch vermindert, und so der Stoffwechsel geschwächt werden durch Schwächung der auf die centripetalen Nerven wirkenden Reize. Die wiederholt gemachten Beobachtungen, dass bei Einwirkung von Wärme auf die Hautnerven, aber Erhaltung der Eigentemperatur der Stoffwechsel sinkt, sprechen für die reflectorische Natur des Tonus, doch liegt erst in dem Ausbleiben dieses Erfolges bei Curarevergiftung (RÖHRIG und ZUNTZ) und nach Durchschneidung des Rückenmarks (PFLÜGER) das Recht die erwähnten Beobachtungen in diesem Sinne zu verwerthen.

Unter die auf den Muskel zurückzuführenden Fälle von Herabsetzung des Stoffwechsels gehört endlich auch die während des Schlafes (auch Winterschlafes?) vorkommende, bei der übrigens hier unerörtert bleiben muss, wie weit neben dem Aufhören der Reize auf der Peripherie eine directe Beinflussung der Centralorgane in Wirkung tritt.

Andererseits lässt sich auch eine Erhöhung des gesammten Gasaustausches erklären durch Mehrzerfall im Muskel, ohne dass es jedoch zu wirklichen Bewegungen kommt. Es ist möglich, dass durch Reizung der Endorgane jedes centripetalen Nerven der reflec-

1 ERLER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 557.
2 PFLÜGER, Arch. f. d. ges. Physiol. XII. S. 282 u. 333. 1876.
3 C. VOIT, Ztschr. f. Biologie XIV. S. 57. 1878.

torische Tonus verstärkt wird. Am längsten und besten bekannt ist die Vermehrung des Gaswechsels bei Reizung der Hautnerven durch Kälte, natürlich ohne Herabsetzung der Körpertemperatur. Dass es sich dabei in der That um eine Einwirkung auf die Muskeln handelt, die Athmung des Muskels verändert wird, haben wieder Röhrig und Zuntz durch Vergiftung mit Curare und Pflüger durch Durchschneidung des Rückenmarks bewiesen. In beiden Fällen blieb nun der Gaswechsel unverändert. Es ist wohl kein Zweifel vorhanden, dass auch bei dem Opticus und Acusticus, deren Erregung den Tonus der Muskeln so augenfällig verstärkt, und vielleicht auch bei den anderen Sinnesnerven sich der Beweis in dieser Art führen liesse. So lange er aber nicht geführt ist, dürfen, wie das oben schon für ähnliche Verhältnisse bei Herabsetzung des Stoffwechsels betont wurde, die betreffenden Thatsachen nicht zu Schlussfolgerungen benutzt werden.

Alle Untersuchungen dieses Abschnittes zusammengefasst, ergibt sich also in dem ruhenden Muskel ein nicht unbeträchtlicher Stoffumsatz, der sich in Abgabe von Kohlensäure und Aufnahme von Sauerstoff ausspricht.

### 2. *Der übrige Stoffwechsel des ruhenden Muskels.*

Ueber die Betheiligung der Eiweisskörper oder allgemeiner gesagt, der stickstoffhaltigen Bestandtheile des Muskels liegen, ausser einer Angabe von Sczelkow [1] über Sinken des Kreatingehaltes in durch Abtrennung vom Rückenmark gelähmten Muskeln, welche, weil die anderen Angaben Sczelkow's über die Physiologie des Kreatins von Nawrocki [2] bestritten werden, doch sicher auch der Bestätigung bedürfte, nur einige Beobachtungen vor von Veränderung der Stickstoffausscheidung, das ist der Eiweisszersetzung des Gesammtorganismus, bei Herabsetzung und bei Erhöhung des Stoffwechsels der Muskeln in der zuletzt bei der Muskelathmung ausführlich besprochenen Weise. Schon als von Boeck [3] gefunden hatte, dass bei Morphiumvergiftung, während die Kohlensäureabgabe so bedeutend sinkt, die Stickstoffausscheidung nur ganz unbedeutend abnimmt, glaubte man zu dem Schlusse berechtigt zu sein, dass im ruhenden (unvergifteten) Muskel nicht viel stickstoffhaltiges, sondern wesentlich stickstofffreies Material zersetzt werde. Aber erst nachdem Röhrig und Zuntz und Colasanti die Wirkung des Curares

---

1 Sczelkow, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. S. 481.
2 Nawrocki, ibid. S. 625.
3 von Boeck, Zeitschr. f. Biologie VII. S. 418. 1871.

klar gelegt hatten, konnte zu einer Beweisführung dieses Satzes geschritten werden. Derselbe ist geliefert worden von Voit[1]: Bei einem curarisirten hungernden Hunde zeigte sich während der Lähmung keine Abnahme, ja sogar eine geringe Zunahme der Eiweisszersetzung.

Auch die Erhöhung des Stoffwechsels der Muskeln durch Einwirken der Kälte auf die Hautnerven, selbstverständlich wiederum so lange die Eigentemperatur sich nicht verändert, scheint nach Liebermeister's[2] an Menschen bei gleicher Lebensweise und Diät angestellten Versuchen sich nur auf vermehrte Zersetzung stickstofffreier Substanzen nicht auf die stickstoffhaltiger zu erstrecken.

Kommen wir weiter zu den stickstofffreien Bestandtheilen des Muskels, so geht aus dem bei dem Gaswechsel, sowie soeben bei dem Eiweissumsatz Besprochenen schon hervor, dass stickstofffreie Verbindungen fortwährend im ruhenden Muskel zerfallen. Voit spricht hierbei stets von Fettumsatz, aus der directen Untersuchung der Muskeln selbst geht aber nur ein Umsatz der Kohlehydrate hervor. Der Zunahme von Glykogen in gelähmten oder künstlich gewaltsam zur Ruhe gezwungenen Muskeln (M'Donnel[3] und Ogle[4]) ist früher schon gedacht worden. Eine eingehendere Untersuchung ist von Chandelon[5] angestellt, in welcher derselbe wie die genannten Autoren nach Nervendurchschneidung jedesmal eine mehr oder minder beträchtliche Vermehrung des Glykogens in den Muskeln (um 5 bis 172%) findet, die er erklärt durch Aufhören des Verbrauchs in dem absolut ruhigen Muskel bei ungehinderter Neubildung, dagegen umgekehrt bei erhaltener Nervenverbindung des Muskels mit dem Rückenmark aber unterbrochener Circulation eine starke Verminderung des Glykogens, die er als normale Zersetzung bei gehinderter Neubildung deutet. Dass Abeles[6] bei Curarevergiftung keine Zunahme des Glykogens bemerkte, ist bei der nur kurzen Beobachtungszeit nicht unverständlich. Da ferner auch Boehm und Hoffmann[7] nach zu Tode führender Durchschneidung des Rückenmarks die Glykogenmenge der Muskulatur erhöht sehen, so darf wohl auf eine fortwährende, wahrscheinlich an Stärke wechselnde Zersetzung von Glykogen im ruhenden Muskel geschlossen werden. Wie diese

1 Voit, Ztschr. f. Biologie XIV. S. 57. 1878.
2 Liebermeister, Deutsch. Arch. f. klin. Med. X. S. 90. 1869.
3 M'Donnel, Americ. journ. of the medic. sciences XLVI. p. 523. 1863.
4 Ogle, St. George hospital reports III. p. 149. 1868.
5 Chandelon, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 626. 1878.
6 Abeles, Wiener med. Jahrb. 1877. S. 551.
7 Boehm und Hoffmann, Arch. f. exper. Pathol. VIII. S. 375. 1878.

Zersetzung vor sich geht, insbesondere auch, ob dieselbe die Quelle der im Muskel gleichzeitig entstehenden Kohlensäure ist, wird im folgenden Abschnitte erörtert werden.

Zum Gesammtbild der Vorgänge im ruhenden Muskel gehört nun noch die bedeutende Wärmebildung in demselben, mit dem Stoffumsatz im Muskel zu- und abnehmend.

## II. Der Stoffumsatz bei der Thätigkeit.

Es wird hier der ruhige Muskel mit dem thätigen verglichen in der gleichen Weise, wie in dem vorigen Abschnitt der im gewöhnlichen Sinne ruhende Muskel neben einen anderen, dessen chemischer Tonus verändert war, gestellt worden ist.

### *1. Der Gaswechsel des thätigen Muskels.*

In der ersten Gruppe von Untersuchungen handelt es sich wieder um den ausgeschnittenen Muskel des Frosches. Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme seien vermehrt in dem gereizten Muskel, berichtete zuerst MATTEUCCI[1] und nach ihm VALENTIN[2], letzterer jedoch mit dem Zusatze, dass die Sauerstoffaufnahme nicht in gleichem Maasse zunehme wie die Kohlensäureabgabe. Beide Prozesse sind also auch getrennt zu behandeln; hierbei ist hauptsächlich HERMANN's eingehende, auch auf den entbluteten Muskel sich erstreckende Untersuchung zu Grunde zu legen.

Was den Sauerstoff angeht, so ist von DU BOIS-REYMOND[4] zuerst die Vermuthung ausgesprochen, dass die Bewegung des gereizten Muskels, durch die derselbe beständig mit neuen Luftschichten in Berührung komme, die Ursache der vermehrten Sauerstoffaufnahme sei. HERMANN schüttelte, um die Richtigkeit dieser Vermuthung zu prüfen, während ein Muskel tetanisirt wurde, einen anderen entsprechenden mit Luft und Quecksilber, und fand in der That bei letzterem die Sauerstoffaufnahme gleich, ja sogar noch grösser. Auch DANILEWSKI[5], der zwei Muskeln gleich belastete, und den einen den Zuckungen des anderen entsprechend bewegte, sah keinen Unterschied in der Sauerstoffaufnahme. Weiter fand HERMANN, dass im Gegensatze zu dem ruhenden Muskel der tetanisirte in Sauerstoff kaum

---

1 MATTEUCCI, Compt. rend. I. 1856.
2 VALENTIN, Arch. f. physiol. Heilk. N. F. I. S. 285. 1857.
3 HERMANN, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w. Berlin 1867.
4 DU BOIS-REYMOND, De fibrae muscularis reactione etc. S. 33. Berolini 1859.
5 DANILEWSKI, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874. S. 721.

länger erregbar ist als in Wasserstoff, und folgerte aus alledem, dass die Möglichkeit einer vermehrten Sauerstoffaufnahme seitens des ausgeschnittenen thätigen Muskels nicht ganz von der Hand zu weisen, dieselbe aber jedenfalls nicht bedeutend und mit den gebräuchlichen Methoden nicht messbar wäre.

Die vermehrte Ausscheidung der Kohlensäure dagegen sah HERMANN und ebenso DANILEWSKI bei den Schüttelversuchen zu Gunsten des tetanisirten Muskels bleiben. Auch aus Muskeln im Vacuum befindlich vermochte dann HERMANN während und nach dem Tetanus mehr Kohlensäure zu gewinnen als durch dieselben Mittel während der Ruhe. Daraus folgt die Unabhängigkeit der Kohlensäurebildung von der Sauerstoffzufuhr, auf die schon G. VON LIEBIG's Beobachtungen an gereizten Muskeln in sauerstofffreien Gasgemengen hindeuteten. Der gleiche Gehalt frischer wie tetanisirter Muskeln an fest gebundener Kohlensäure lehrte ferner, dass es sich nicht bloss um Entbindung eines bereits vor dem Tetanus vorhandenen festgebundenen Kohlensäure-Vorrathes handelt, sondern um eine wirkliche Neubildung von Kohlensäure während des Tetanus. Endlich kann auch noch die Thatsache, dass tetanisirte Muskeln bei nachträglichem Erstarren an das Vacuum weniger Kohlensäure (HERMANN) und ebenso bei nachträglichem Kochen mit Wasser weniger Kohlensäure abgeben (STINTZING [1]), für die Kohlensäurebildung bei Tetanus angezogen werden.

Bei den Untersuchungen der Blutgase des thätigen Muskels begegnen uns nächst einer Bemerkung von CL. BERNARD [2] über dunklere Färbung des venösen Blutes bei Reizung des Muskels wieder wesentlich die Arbeiten von LUDWIG und seinen Schülern, und zwar zuerst die von SCZELKOW, die nach dem Studium der Vorgänge in dem ruhenden Muskel des lebenden Thieres sich auch dem thätigen zuwendet. Die Tabelle auf S. 311, in welcher mit VB das venöse Blut aus dem contrahirten Muskel bezeichnet wird, lässt deutlich erkennen, dass durch Muskelzusammenziehung der Kohlensäuregehalt des venösen Blutes wächst. Der Unterschied in der Kohlensäureausscheidung wird noch erheblicher, wenn man berücksichtigt, dass die mittlere Geschwindigkeit des Blutes, wie LUDWIG und SCZELKOW bei dieser Gelegenheit fanden, im zuckenden Muskel bedeutend grösser ist als im ruhenden. Auch der Sauerstoffverbrauch des gereizten Muskels ist grösser als der des ruhenden, doch wächst er nicht in gleichem Maasse, so dass das Verhältniss der gebildeten Kohlensäure

1 STINTZING, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 388. 1878.
2 CL. BERNARD, Leçons sur les propriétés des tissus vivants p. 221. Paris 1857.

zu dem verschwundenen Sauerstoff, (Q̇) der respiratorische Quotient, wie ihn PFLÜGER nennt, meist zunimmt. Die von BERNARD angegebene dunklere Färbung des venösen Blutes konnte SCZELKOW nicht immer bestätigen.

LUDWIG und SCHMIDT[1] fanden im Gegensatz zu SCZELKOW die Kohlensäurebildung des ausgeschnittenen Muskels bei der Contraction nicht jedes Mal erhöht, auch den Sauerstoffverbrauch nicht constant erhöht, auch keine Veränderung des respiratorischen Quotienten.

Auch nach MINOT's[2] Versuchen beim Durchleiten von Blutserum durch den ausgeschnittenen Muskel ist der Sauerstoffverbrauch im thätigen Muskel nur unbedeutend höher als im ruhenden, die Kohlensäureabgabe aber gar nicht vermehrt, so dass MINOT meint, dass Kohlensäure überhaupt nicht zu den Zersetzungsproducten gehöre, welche sich im Muskel während seiner Contraction bilden.

In der dritten Gruppe, behandelnd den gesammten Gasaustausch bei Ruhe und bei Thätigkeit, treffen wir von LAVOISIER und SEGUIN[3] ab, welche zuerst bei Versuchen von SEGUIN an sich selbst angestellt einen Mehrverbrauch von Luft d. i. Sauerstoff als Folge ausgeführter Körperbewegungen beobachtet haben, und weiter von den ersten exacten Experimenten von REGNAULT und REISET[4] ab, eine grosse Anzahl von Untersuchungen mit grösserer oder geringerer Genauigkeit, mit und ohne Berücksichtigung der gleichzeitigen Aufnahmen angestellt, sich erstreckend auf niedere und höhere Thiere, wie insbesondere auch auf den Menschen, zum Theil längere Zeit vor und nach der Arbeitsleistung den Organismus beobachtend und zum Theil auch die Grösse der geleisteten Arbeit nach Möglichkeit messend. Die Resultate derselben stimmen mit denen der Arbeiten der ersten und zweiten Gruppe, wenn man absieht von denen der MINOT'schen Versuche, die doch vielleicht in den ganz besonderen abnormen Verhältnissen, in welchen sich die Muskeln befanden, ihre Erklärung finden werden, darin überein, dass bei der Thätigkeit der Muskeln Kohlensäure gebildet wird und zwar in hohem Grade unabhängig von der Sauerstoffaufnahme. Aus allen Untersuchungen zusammen genommen folgt sogar eine vollkommene Unabhängigkeit der Kohlensäurebildung im thätigen Muskel von der gleichzeitigen Sauerstoffaufnahme.

1 LUDWIG und SCHMIDT, Arbeiten aus der physiolog. Anstalt zu Leipzig. 3. Jahrg. 1868. S. 1. Leipzig 1869.

2 MINOT, dieselben. 11. Jahrg. 1876. S. 1. Leipzig 1877.

3 LAVOISIER, Mém. de l'Acad. des sciences 1785. p. 575 u. 1789. p. 185, nach Oeuvres de LAVOISIER, p. 688 u. 696. Paris 1862.

4 REGNAULT et REISET, Recherches chim. sur la respir. des animaux de div. cl. Paris 1849.

### *2. Der übrige Stoffwechsel des thätigen Muskels.*

Ueber das Verhalten der Eiweisskörper bei der Thätigkeit der Muskeln geben die an dem Muskel selbst angestellten Beobachtungen im Ganzen nur wenig Aufschluss. Die schon mehrfach berührten Analogieen zwischen Contraction und Starre haben HERMANN[1] veranlasst, eine Myosingerinnung bei der Contraction für möglich oder sogar wahrscheinlich zu erklären, übrigens mit dem ausdrücklichen Zusatze, dass es für den Nachweis eines solchen Gerinnsels einstweilen keine Mittel gebe. Einzig könnte für diese Vermuthung eine mikroskopische Erscheinung angeführt werden, die darin besteht, dass an den knotenförmigen Contractionsstellen der Muskelfasern, wie solche in dem absterbenden, aber noch contractionsfähigen Muskel verschiedener Thiere leicht entstehen und sich darin fixiren lassen (FLÖGEL[2]), bei Anwendung der gebräuchlichen als Fibrillenbildner zu bezeichnenden Reagentien die Fibrillen sich weit weniger leicht von einander ablösen als an den in Ruhe befindlichen Theilen der Faser (O. NASSE[3]). Es sei hier auch noch erwähnt, dass auch der todtenstarre Muskel mit denselben Mitteln untersucht weniger leicht in Fibrillen zerfällt als ein in Alkohol oder Salicylsäure u. s. w. ohne Entwicklung der Starre getödteter Muskel. Während aber die besprochenen fixirten Contractionsstellen auch in Bezug auf die feinere Structur der Muskelfaser Veränderungen erkennen lassen, ist bei dem todtenstarren Muskel die Lage der Querstreifen in allen ihren Einzelheiten dieselbe geblieben.

Eine Verminderung des Eiweissgehaltes der Muskeln in Folge ihrer Thätigkeit ist von J. RANKE[4] behauptet worden, HERMANN[5] hat aber überzeugend nachgewiesen, dass dies aus den betreffenden Versuchsreihen keineswegs hervorgeht, ja dass dieselben zum Theil sogar gradezu als ein Beweis dafür gelten dürfen, dass kein Stickstoff aus dem Muskel bei der Contraction ausgeschieden wird. Anders steht es mit einer Arbeit von NAWROCKI[6], in welcher die Eiweissstoffe durch Ueberführen in Natronalbuminat bestimmt worden sind, aber NAWROCKI legt selbst auf die sich dabei herausstellende Steigerung des Eiweisszerfalles „um ein Geringes" der weiten Fehler-

1 HERMANN, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w. Berlin 1867.
2 FLÖGEL, Arch. f. microscop. Anat. VIII. S. 69. 1872.
3 O. NASSE, Arch. f. d. ges. Physiol. XVII. S. 282. 1878.
4 J. RANKE, Tetanus S. 199. Leipzig 1865.
5 HERMANN, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w. S. 88. Berlin 1867.
6 NAWROCKI, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. S. 385.

grenzen wegen so wenig Werth, dass auch hier eine eingehende Besprechung nicht erforderlich ist.

Nun könnte eine Vermehrung der stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte im Muskel unter gewissen Umständen, so ganz besonders im ausgeschnittenen Muskel für einen erhöhten Eiweisszerfall beweisend sein. Im Gegensatz zu früheren Angaben über Vermehrung des Kreatins im arbeitenden Muskel stellt aber NAWROCKI[1] dieselbe nach unanfechtbaren Versuchen auf das Bestimmteste in Abrede, ja VOIT[2] findet sogar eine Abnahme des Kreatins im thätigen Muskel, die aber ebenso wie die Abnahme des Kreatins bei der hier natürlich auch noch störend hinzutretenden Starre als Fäulnisserscheinung gedeutet werden muss.

Während die sich auf den Stickstoff des Muskels selbst beziehenden Untersuchungen wenig zahlreich und noch weniger erfolgreich gewesen sind, steht es anders mit den Bemühungen aus dem Gesammtstoffwechsel Aufschluss über das Verhalten der Eiweisskörper während der Thätigkeit zu erhalten. Die Literatur dieses Abschnittes der Physiologie geht mit den Arbeiten von J. FR. SIMON[3] und C. G. LEHMANN[4] beginnend, die beide von einer Vermehrung der Harnstoffausscheidung bei körperlichen Anstrengungen berichteten, bis auf die allerneueste Zeit. Die Angaben stimmen zum Theil mit denen von SIMON und LEHMANN überein, wiederholt wurde aber auch mit grosser Bestimmtheit eine solche Vermehrung in Abrede gestellt, so von MOSLER[5], von DRAPER[6] u. A. In den zusammenstellenden Referaten der Lehrbücher ist aber eigenthümlicher Weise Resultaten der letzteren Art wenig Gewicht beigelegt worden. Eine entschiedene Wendung erhielt die Angelegenheit, als die Bedingungen, unter welchen derartige Versuche gemacht werden müssen, klar gelegt wurden. Der zu dem Versuche dienende Organismus soll sich entweder, wie BISCHOFF und VOIT[7] lehrten, im Stickstoffgleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben befinden, oder nach VOIT[8] im Eiweisshungerzustand, weil kein anderes Moment auf die Eiweisszer-

1 NAWROCKI, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1865. S. 417.
2 C. VOIT, Ztschr. f. Biologie IV. S. 77. 1868.
3 J. FR. SIMON, Handb. d. angewandt. medic. Chemie II. S. 368. Leipzig 1842.
4 C. G. LEHMANN, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. II. S. 21. Braunschweig 1844.
5 MOSLER, Beiträge zur Kenntniss der Urinabsonderung u. s. w. Dissert. Giessen 1853.
6 DRAPER, New-York Journal. March. 1856.
7 BISCHOFF und VOIT, Die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers. Leipzig u. Heidelberg 1860.
8 VOIT, Unters. über den Einfluss des Kochsalzes u. s. w. auf den Stoffwechsel. München 1860.

setzung von grösserem Einfluss ist als die Eiweisszufuhr. Alle ohne Erfüllung dieser Voraussetzungen angestellten Experimente können hiernach entweder gar nicht, oder nur mit grosser Beschränkung bei der Lösung der vorliegenden Frage in Betracht kommen. Es ergeben nun die Versuche von Voit, in welchen ein Hund im Stickstoffgleichgewicht und im Hungerzustande Arbeit (Laufen im Tretrade) leisten musste, nur unbedeutende Vermehrung der Harnstoffausscheidung. Dem offenbar nicht unberechtigten Einwurf von Meissner[1], dass der Stickstoff vielleicht bei der Arbeit in anderen Formen aus dem Körper ausgeschieden würde als in der Ruhe, begegnete eine neue Versuchsreihe von Voit[2] mit directer Stickstoffbestimmung der Harnbestandtheile des hungernden Hundes, die zweifellos feststellte, dass auch die stärkste körperliche Anstrengung die Eiweisszersetzung nicht wesentlich vermehrt. Pettenkofer und Voit[3] haben auch ebenso genaue Versuche mit Menschen angestellt, und an zwei Hungertagen, an welchen nur etwas Fleischextract, 1,69 Grm. am Ruhetage, 1,31 am Arbeitstage, genossen wurde, gefunden in Grm.

| | N-ausgabe |
|---|---|
| bei Ruhe | 12,26 |
| bei Arbeit | 12,27 |

und ebenso bei mittlerer Kost eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen der Stickstoffeinnahme und Ausgabe. Das erste Voit'sche Resultat wurde also auch hier bestätigt. Verschiedene gegen diese Arbeiten erhobene Einwände, wie der von Parkes[4], dass der Stickstoff möglicher Weise erst in der der Arbeit folgenden Ruhe den Körper verlasse, sowie der grade entgegengesetzte von J. Ranke[5], dass die Stickstoffausscheidung in der Ruhe nach der Arbeit um so geringer werde, haben durch die Ausdehnung der Voit'schen Versuche auf eine längere Reihe von Tagen ihre Erledigung gefunden. Die kleine nicht wegzuleugnende Vermehrung der Eiweisszersetzung, die so oft gefunden worden ist, und sich auch in den ersten Voit'schen Versuchen bemerklich macht, ist nach Voit eine normale Erscheinung wenn die stickstofffreien Substanzen in der Nahrung und im Körper in zu geringer Menge vorhanden sind, und findet ebenso wie der unter denselben Verhältnissen zur Beobachtung kommende erhöhte ursprüngliche Eiweisszerfall eine genügende, aber erst später zu be-

1 Meissner, Bericht über die Fortschritte der Anatomie u. Physiologie im J. 1860 S. 374. Leipzig u. Heidelberg 1862.
2 Voit, Ztschr. f. Biologie II. S. 307. 1866.
3 Pettenkofer und Voit, Ztschr. f. Biologie II. S. 459. 1866.
4 Parkes, Proceed. Roy. Soc. XV. p. 339. 1867.
5 J. Ranke, Tetanus S. 304. Leipzig 1865.

gründende Erklärung darin, dass das stickstofffreie Material, welches bei der Contraction der Muskeln verbraucht wird, in diesen Fällen ganz oder zum Theil von den Eiweisskörpern gebildet werden muss.

Es ist dann zu sehen, wie sich die stickstofffreien Bestandtheile der Muskelfaser bei der Thätigkeit derselben verhalten. Vermehrung des Fettes glaubte J. RANKE[1] beweisen zu können aus der gefundenen Vermehrung des Aetherextracts; wenn die Methode auch sonst frei von Fehlern wäre, wie z. B. dem Fehler der ungleichen Betheiligung der ätherextractreichen intramuskulären Nerven, so müsste der Beweis doch schon aus dem Grunde mindestens als etwas unvollkommen zu bezeichnen sein, weil der tetanisirte Muskel ein Mehr von in Aether löslichen Stoffen in der Milchsäure erhalten hat. Von SCZELKOW's[2] Angaben über Abnahme der flüchtigen Fettsäuren im tetanisirten Muskel hat HERMANN[3] gezeigt, dass sie der fehlerhaften Methoden wegen ebenfalls keine Berücksichtigung verdienen. Bleiben somit nur noch die Kohlehydrate übrig und zwar wiederum nur das Glykogen, so ist zu bemerken, dass falls im thätigen Muskel Fleischzucker und Milchsäure auftreten sollten, dieselben als direct oder indirect von dem Glykogen abstammend angesehen werden.

Nun ist in erster Linie bei dem Vergleiche von rasch gebrühten frischen ausgeschnittenen Muskeln mit solchen, die vor dem Brühen eine Zeit lang tetanisirt waren, in jenen kein Zucker, in diesen aber eine messbare Menge gefunden worden, zuerst von J. RANKE[4], der den Zucker aus dem Eiweiss entstanden glaubte, und weiter von O. NASSE[5], umgekehrt aber in den tetanisirten Muskeln ein geringeres Quantum von Glykogen. Aus diesem Glykogenverlust, der auch von WEISS[6] bestätigt wurde, kann aber nicht ohne Weiteres auf eine vollkommene Zersetzung (Verbrauch) der Kohlehydrate geschlossen werden, wie das oft geschehen ist; ob eine solche stattfindet, kann vielmehr erst entschieden werden nach der Nebeneinanderstellung der Summen des übrig gebliebenen Glykogens und des neu entstandenen Fleischzuckers in dem tetanisirten und der Menge des Glykogens im frischen Muskel. Hierbei wird aber stets ein Unterschied zu Gunsten der letzteren bemerkbar (O. NASSE[7]), natürlich nur gering, wenn man um die Complication durch die Starre zu vermeiden nicht sehr lange

1 J. RANKE, Tetanus S. 190. Leipzig 1865.
2 SCZELKOW, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864. S. 672.
3 HERMANN, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln S. 87. Berlin 1867.
4 J. RANKE, Tetanus S. 168. Leipzig 1865.
5 O. NASSE, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 97. 1869.
6 S. WEISS, Sitzgsber. d. Wiener Acad Mathem.-naturw. Cl. LXIV. (1) 1871. Juli.
7 O. NASSE, nach nicht veröffentlichten Beobachtungen.

Zeit hindurch den Muskel tetanisirt. Lässt man beide Muskeln starr werden, den einen ruhend, den andern aber bei fortwährender Reizung, so enthalten beide schliesslich nur Zucker (s. o. S. 293) und zwar in gleichen Mengen. Da aber die Starre in dem thätigen Muskel so sehr viel schneller eintritt als in dem ruhenden, so kann es sich leicht einmal treffen, dass man, da ja ein Maass für die Entwicklung der Starre fehlt, den ruhenden Muskel vor Ablauf der zur Starre gehörigen Prozesse zur Untersuchung nimmt, und dann natürlich wieder die erwähnte Differenz in dem Kohlehydratgehalt findet. Umgekehrt besitzen gelähmte Muskeln nach den mehrfach erwähnten Beobachtungen von M' Donnel und Ogle einen höheren Glykogengehalt.

Durch erschöpfende Thätigkeit bei Strychninkrämpfen oder Tetanisirung der Muskeln im lebenden Thier, sowie auch bei anhaltender Reizung von ausgeschnittenen Muskeln sah du Bois-Reymond[1] die neutrale Reaction der Muskeln in saure übergehen, und zwar bei abgeschnittener Blutzufuhr weit deutlicher als bei erhaltener, weil in letzterem Falle das stets erneute alkalische Blut die in den Muskeln entwickelte Säure sättigen und fortführen musste. Ein Beispiel für Eintritt saurer Reaction bei erhaltener Circulation bietet das Herz (s. o. S. 266). Dass diese Säure Fleischmilchsäure sei, schliesst du Bois aus dem gleichen Verhalten der tetanisirten und erstarrten Muskelsubstanz gegen Lakmuspapier, und führt auch für die Wahrscheinlichkeit dieser Anschauung an, dass Berzelius, wie er im Jahre 1841 Herrn Lehmann erzählt habe, aus den Muskeln gehetzten Wildes eine auffallend grosse Menge Milchsäure erhalten habe, während die Muskeln partiell gelähmter Extremitäten ihm weniger als sonst davon zu enthalten schienen. Diese Beobachtung von Berzelius, von Lehmann in seiner physiologischen Chemie mit den Worten angeführt: „Berzelius glaubt sich überzeugt zu haben, dass ein Muskel desto mehr Milchsäure enthält, je mehr er vorher angestrengt worden ist“[2], könnten Berzelius als den Entdecker der Beziehungen der Milchsäure zur Muskelthätigkeit erscheinen lassen, solche und ähnliche Beobachtungen hatten indes keine Bedeutung, ehe die Eigenschaften des ruhenden Muskels klar erkannt waren. Eine in ihren Einzelheiten hier nicht nicht näher zu erörternde Abhängigkeit der Säuremenge von der Grösse der Arbeit hat sich aus den Arbeiten von Heidenhain[3] ergeben.

1 E. du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288.
2 C. G. Lehmann, Lehrb. d. physiol. Chemie I. S. 103. Leipzig 1850.
3 R. Heidenhain, Mechan. Leistung u. s. w. bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1864.

Die bei der Thätigkeit der Muskeln entstehende Milchsäure ist noch nicht näher untersucht; wenn SPIRO[1] in dem Blute tetanisirter Hunde und Kaninchen die ja überhaupt am häufigsten vorkommende Paramilchsäure (Aethylenmilchsäure) gefunden hat, so ist damit natürlich nicht ausgeschlossen, dass unter anderen Bedingungen sich wie in den erstarrenden Muskeln die beiden Aethylidenmilchsäuren bilden.

Ist es schon aus allgemeinen Gründen wahrscheinlich, dass die Kohlehydrate des Muskels auch hier die Muttersubstanzen der Milchsäure sind, so findet diese Annahme doch noch einen besonderen Anhalt darin, dass, wie oben schon berichtet worden ist, die von dem Muskel beim Erstarren gebildete Milchsäuremenge um so geringer ist, je länger der Muskel vorher bei erhaltener Circulation gearbeitet hat. Die bei dem Tetanus und bei der Starre entstehenden Milchsäuren haben also dieselbe Quelle. Ueber das Verhältnis der Grösse des Kohlehydratverbrauches bei der Thätigkeit zu der Menge der gebildeten Milchsäure liegen aber gar keine Bestimmungen vor, so dass von dieser Seite, wenn wir die erst unten zu behandelnde Analogie mit der Starre bei Seite lassen, einstweilen gar kein Recht besteht, auch die Bildung der Kohlensäure mit dem Verbrauch von Kohlehydraten in Beziehung zu bringen. Weist auch Alles darauf hin, dass eine stickstofffreie Substanz die Kohlensäure liefert, es müsste denn aus einem Eiweissmolekül oder einer noch complicirteren Substanz als das Eiweiss ist Kohlenstoff vielleicht nebst Wasserstoff sich ablösen und auf Kosten des Sauerstoffs derselben Substanz oder irgend eines anderen Körpers oxydiren können, so unterliegt es doch nach STINTZING's[2] Versuchen über die Verminderung der durch Kochen zu gewinnenden Kohlensäure durch vorhergehendes Tetanisiren keinem Zweifel, dass Kohlehydrate allein nicht die Quelle der Kohlensäure sein können, weil von ihnen ein derartiger Zerfall ohne Mitwirkung von Fermenten nicht bekannt ist. —

Nach dieser an die Bestandtheile der Muskeln anknüpfenden Besprechung ihrer Veränderungen bei der Thätigkeit ist noch eine kleine Anzahl von Thatsachen zu erwähnen, die bisher keinen Platz gefunden haben, und nur zum Theil in dem mitgetheilten ihre Deutung erhalten.

Es gehören hierher in erster Linie die Ergebnisse der schon erwähnten Untersuchung von HELMHOLTZ[3], des ersten Versuches

1 SPIRO, Ztschr. f. physiol. Chemie I. S. 110. 1877.
2 STINTZING, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 388. 1878.
3 HELMHOLTZ, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1845. S. 72.

überhaupt das Stattfinden eines chemischen Umsatzes im Muskel während seiner Thätigkeit nachzuweisen. Helmholtz bestimmte die Rückstände wässriger sowie alkoholischer Auszüge von frischen geruhten und von durch Arbeit stark angestrengten ausgeschnittenen Muskeln des Frosches, sowie der Quappe und der Taube, und fand regelmässig in den letzteren das wässrige Extract vermindert, das alkoholische vermehrt. Zur Erklärung dieses an und für sich noch keinen weiteren Aufschluss gebenden Factums lässt sich einstweilen nur folgendes anführen: der alkoholische Auszug muss vermehrt sein, weil an Stelle des in Alkohol unlöslichen Glykogens Zucker und Milchsäure getreten sind, der wässrige dagegen vermindert, weil, wie es wenigstens die Analogie mit der Starre sehr wahrscheinlich macht, ein Verbrauch d. i. eine vollkommene Zersetzung einer gewissen Menge von Kohlehydraten unter Bildung von Kohlensäure und Wasser bei der Thätigkeit stattfindet. Helmholtz's Beobachtung ist bestätigt von J. Ranke[1] mit dem Zusatze, dass das Gesammtextract des in gleicher Zeit stärker arbeitenden Muskels geringer sei, und in Heidenhain's Laboratorium von Nigetiet und Hepner[2] bei dem Vergleich von zwei verschieden stark arbeitenden Muskeln.

Weiter gehören hierher zwei einander ergänzende Arbeiten von Grützner und Gscheidlen. Grützner[3] wollte sehen, ob der Muskel und zwar in verschiedenen Zuständen im Stande wäre eben so wie dem Blut, so auch Stoffen, welche leicht Sauerstoff abgeben, den Sauerstoff zu entziehen, dieselben zu reduciren, bemerkte aber nur an der Oxydation von Pyrogallussäure die Möglichkeit der Abgabe von Sauerstoff seitens des ruhenden und geruhten Muskels und im Gegensatze dazu an dem Ausbleiben dieser Reaction ein festeres Gebundensein des Sauerstoffs im tetanisirten Muskel. Gscheidlen[4] wies direct die Anwesenheit von reducirenden Substanzen im thätigen Frosch- und Säugethiermuskel nach an der Umwandlung von Nitraten in Nitrite und der Reduction von Indigo, ein Verhalten, welches Danilewski[5] bestätigte. Welcher Art diese reducirenden Stoffe sind, weiss man nicht. Sie sind in Alkohol löslich, vermehren also wahrscheinlich Helmholtz's alkoholischen Auszug. Sehr wichtig wäre es noch festzustellen, ob sie in das Blut übergehen. Einen

1 J. Ranke, Tetanus S. 121. Leipzig 1865.
2 Heidenhain, Nigetiet u. Hepner, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 574. 1870.
3 P. Grützner, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 254. 1873.
4 Gscheidlen, ibid. VIII. S. 506. 1874.
5 Danilewski, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874. S. 721.

Beitrag zur Entscheidung dieser Frage könnte ein Versuch von AL. SCHMIDT[1] liefern, in welchem sauerstofffreies Erstickungsblut durch ruhende und durch tetanisirte Muskeln geleitet und nachher mit Sauerstoff versetzt wurde. Das durch den tetanisirten Muskel geleitete Blut verzehrte eine grössere Menge von Sauerstoff.

Endlich wäre auch noch zu erwähnen, dass KLÜPFEL[2] den absoluten Säuregehalt der täglichen Harnmenge an Arbeitstagen bedeutend höher fand als an Ruhetagen. Ueber die Natur der Säure ist Nichts angegeben, auch wird die Thatsache selbst von Anderen bestritten.

Von den anorganischen Bestandtheilen des Muskels ist eine Betheiligung bei seiner Thätigkeit nicht bekannt. Nur in Beziehung auf das Wasser existiren einige Angaben. Bei erhaltener Circulation wird nach J. RANKE[3] und DANILEWSKI[4] der arbeitende Muskel wasserreicher, und zwar wie RANKE nachweist auf Kosten des Wassers im Blut, dessen Menge von im Durchschnitt 88,3 % bei ruhenden Fröschen durch das Tetanisiren auf 87 % sinkt. Eine Erklärung dieser Vermehrung der Wasser anziehenden Kraft des Muskels aus der Bildung neuer Substanzen bei der Thätigkeit ist wohl möglich, zur Zeit aber nicht ausführbar.

Die Wärmebildung und Volumenabnahme des Muskels bei seiner Contraction wird, weil an einer anderen Stelle dieses Buches ausführlich behandelt, hier nur der Vollständigkeit wegen erwähnt.

Die in dem vorstehenden aufgeführten, auf die verschiedenste Weise ermittelten Thatsachen gestatten nun die schon wiederholt angedeutete Frage, welches Material, ob stickstofffreies oder stickstoffhaltiges, oder vielleicht beides bei der Muskelthätigkeit verbraucht werde endgültig zu entscheiden, da wesentliche Widersprüche in den Angaben nicht vorkommen. Schon vordem die VOIT'schen Untersuchungen zu dem unumstösslichen Satz geführt hatten, dass die Zersetzung der Eiweisskörper nicht die Quelle der Muskelkraft ist, weil ihr Zerfall durch die Thätigkeit nicht befördert wird, waren Zweifel entstanden an der hauptsächlich durch J. VON LIEBIG gestützten Lehre von dem Verbrauch von Eiweisskörpern bei der Muskelarbeit, für deren Richtigkeit auch der augenfällige Einfluss stickstoffreicher Nahrung auf die Körperkraft angeführt zu werden pflegte.

---

1 AL. SCHMIDT, Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig. Jahrg. 1867. S. 99. Leipzig 1868.
2 KLÜPFEL, Hoppe-Seyler's med. chem. Untersuchungen (3) S. 412. Berlin 1868.
3 J. RANKE, Tetanus S. 63. Leipzig 1865.
4 DANILEWSKI, Ueber den Ursprung der Muskelkraft. Charkow 1846.

Nicht bloss experimentelle Arbeiten wie die schon früher erwähnten von Mosler und Draper, in denen sich kein vermehrter Eiweisszerfall bei starker Bewegung ergeben hatte, erregten die Bedenken, sondern auch theoretische Betrachtungen. J. R. Mayer[1] hatte bereits im Jahre 1845 sich dahin geäussert, dass der Muskel, — worunter man zu jener Zeit einen Complex von Eiweissstoffen in einer bestimmten anatomischen Form verstand, — nur das Werkzeug wäre, mittelst dessen die Umwandlung der Kraft erzielt würde, aber nicht der zur Hervorbringung der Leistung umgesetzte Stoff. Die Berechnung, welche dieser Behauptung zu Grunde lag, war die, dass ein angestrengt thätiger Mann in einem Tage ungefähr 82 grm. Kohlenstoff ($^1/_5$ der gesammten zersetzten Kohlenstoffmenge) zu mechanischen Effecten verarbeite. Wenn nun die Muskulatur 32 Ko. beträgt mit 7,5 Ko. trockener combustibeler Substanz, so würde, die Verbrennungswärme derselben gleich der von Kohlenstoff angenommen, die ganze Muskulatur des Mannes, wenn sie den Stoff zur Krafterzeugung liefern sollte, in längstens 13 Wochen oxydirt werden (mit Zugrundelegen der heutigen viel geringeren Werthe für die Verbrennungswärme in weit kürzerer Zeit). „Es steht aber, sagt Mayer, die Annahme einer raschen Umsetzung (Verbrennung und Neubildung) der normal thätigen Muskelfaser mit physiologischen Thatsachen und mikroskopischen Forschungen in offenbarem Widerspruche, und es beweisen also die gefundenen Zahlenwerthe von 13 Wochen zur Evidenz, dass ein erheblicher Theil des zu der Leistung verbrauchten Brennstoffes von der Muskelfaser selbst nicht herrühren kann."

Während nun aber Voit selbst aus seinen Versuchen zunächst nicht den obigen Schluss zog, dass die Muskelthätigkeit überhaupt nicht an den Umsatz stickstoffhaltiger Körper geknüpft wäre, griff M. Traube[2] die Frage auf und sprach mit Entschiedenheit aus, dass der Muskel bei seiner Arbeit nur stickstofffreies Material oxydire, sich berufend nicht bloss auf die Voit'schen Versuche, die ihm nur das experimentum crucis geliefert haben sollen, sondern auch auf die bedeutende Arbeitsleistung der auf eine verhältnismässig stickstoffarme Nahrung angewiesenen Pflanzenfresser. Noch mehr befestigt wurde diese Ansicht durch den von Fick und Wislicenus[3] angestellten Vergleich zwischen dem mechanischen Aequivalent der bei vollkommen stickstofffreier Nahrung während und nach einer gemessenen Arbeit zersetzten Eiweisskörper und der Arbeit selbst. Bei der Besteigung

1 J. R. Mayer, Die Mechanik der Wärme. 2. Aufl. S. 13. Stuttg. 1874.
2 M. Traube, Arch. f. pathol. Anat. XXI. S. 386. 1861.
3 Fick und Wislicenus, Vjschr. d. naturf. Ges. in Zürich X. S. 317. 1865.

des Faulhorns betrug die von Fick geleistete Arbeit 129096, die von Wislicenus geleistete 148656 Kilogrmmtrs., ungerechnet die Herz- und Respirationsarbeit, die nicht direct zur Hebung dienenden Bewegungen, die sogenannte statische Arbeit, welche beim Halten des gehobenen Gewichtes geleistet wird u. s. w. Die Zahlen sind also bedeutend zu erhöhen, noch mehr aber, wenn die chemische Spannkraft der zersetzten Stoffe nicht bloss mechanische Arbeit, sondern auch, was mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, Wärme liefert. Hiernach glauben Fick und Wislicenus die bei der Arbeit verausgabte Summe von lebendiger Kraft auf 319274 bzw. 368574 Kilogrmmtrs. schätzen zu dürfen. Aus der Harnstoffausscheidung in der Zeit von 8 Uhr Morgens bis 7 Uhr Abends (die Besteigung währte von 8 Uhr Morgens bis 2 Uhr Nachmittags) nachdem Mittags des vorigen Tages die letzte eiweisshaltige Nahrung eingenommen war, während von da ab bis 7 Uhr Abends des folgenden Tages nur stickstofffreie Kost genossen wurde, berechnete sich ein Eiweissverbrauch von 37,17 grm. bei Fick, von 37 grm. bei Wislicenus. Die Verbrennungswärme von 6730 W. E. für 1 grm. Eiweiss zu Grunde gelegt konnte also im besten Falle durch die Verbrennung des Eiweisses eine Arbeit von 106256 (F.) und 105825 (W.) Kilogrmmtrs. geleistet werden, nach Frankland's [1] Bestimmung der Verbrennungswärme von 1 grm. Eiweiss im Körper, also nach Abzug des gebildeten Harnstoffs, auf 4236 W. E. sogar nur von 68690 (F.) und 68376 (W.) Kilogrmmtrs. Gewis hat der Versuch selbst seine Unvollkommenheiten hauptsächlich darin bestehend, dass der Eiweissverbrauch bei gleicher Ernährung in der Ruhe nicht ermittelt worden ist, die Differenzen zwischen den beiden Werthen sind aber so gross, dass Fick und Wislicenus in vollstem Maasse das Recht haben der Traube'schen Ansicht über die Rolle welche die stickstoffhaltigen und stickstofffreien Bestandtheile des Muskels bei dessen Thätigkeit spielen, beizupflichten.

Die von Voit für die öfters gefundene Zunahme des Eiweisszerfalls bei der Arbeit gegebene Erklärung ist oben S. 322 schon mitgetheilt worden. Hier ist noch hinzuzufügen, dass von Hermann [2] auf die Möglichkeit einer vollkommenen Erstarrung einzelner Fasern bei starker Erschöpfung aufmerksam gemacht worden ist. Auch Noyes [3] hat, wie es scheint gleichzeitig mit Hermann, den Gedanken

---

1 Frankland, Proceed. Roy. Soc. 1866. Juni.

2 Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w. S. 100. Berlin 1867.

3 Noyes, Amer. journ. of scienc. Octob. 1867.

geäussert, dass nur wenn in hohem Grade ermüdende Arbeit geleistet wird, die Harnstoffausgabe vermehrt werde. In der von du Bois-Reymond [1] an Fasern aus unbeweglich gespannten, tetanisirten Wadenmuskeln des Frosches beobachteten Veränderung der Structur, Verschiebung der Querstreifen, Auftreten von krümligen Massen u. s. w., die später Kronecker [2] wiederholt constatirte, könnte Hermann's Vermuthung eine Stütze finden. Uebrigens ist bei alledem wohl nicht ausgeschlossen, dass secundär manche andere Organe, wie etwa die Schweissdrüsen in stärkere Thätigkeit versetzt werden, und bei dieser ein erhöhter Eiweisszerfall eintritt. Für jede einzelne Beobachtung von Erhöhung der Eiweisszersetzung mit Steigerung der Arbeit, so z. B. in der jüngsten Mittheilung von Kellner [3], die sich von Neuem gegen die Annahme der Folgerungen von Traube, Fick und Wislicenus sträubt, lässt sich durch Rechnung nachweisen, dass der Mehrverbrauch von Eiweiss das Mehr der Arbeitsleistung nicht deckt.

Ohne hier einzugehen auf die zeitweilig aufgetretene vermittelnde Ansicht, dass sowohl stickstoffhaltige wie stickstofffreie Stoffe Quelle der Muskelkraft sein können, wäre nun zu prüfen, welche stickstofffreie Substanzen die Quelle bilden. Zur Wahl bleiben Fette und Kohlehydrate; eine Zersetzung jener bei der Muskelcontraction ist aber den früheren Auseinandersetzungen nach gar nicht bekannt, so dass einstweilen nur die Kohlehydrate in Betracht kommen können. Wenn wir nun auch im Voraus als bewiesen betrachten, dass die Summe von Glykogen, Fleischzucker und Milchsäure als Glykogen berechnet im tetanisirten Muskel kleiner ist als die Menge des Glykogens im frischen geruhten Muskel, dass also bei der Thätigkeit wirklich eine vollkommene Zersetzung der Kohlehydrate unter Bildung von Kohlensäure und Wasser stattfindet, so stehen doch der Annahme, dass die Kohlehydrate die einzige Kraftquelle seien, zwei gewichtige Gründe entgegen. Der erste ist der, dass beim Hungern das Glykogen aus den Muskeln verschwindet, die Muskeln des hungernden Thieres dennoch aber noch einer gewissen Leistung fähig sind. Einerseits bedarf es aber jedenfalls nur so geringer Glykogenmengen zur Deckung der auch in sehr geringem Grade zu leistenden Arbeit, dass sie übersehen werden könnten, und andererseits fällt ein Fehlen von Glykogen, wie bei einer anderen Gelegenheit schon hervorgehoben wurde, nicht zusammen mit Fehlen der Kohlehydrate; die

---

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität II. S. 71. Berlin 1849.

2 Kronecker, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Mathem.-phys. Cl. 1871. S. 690.

3 Kellner, E. v. Wolff, W. v. Funke, E. Kreuzhage, Amtl. Bericht der 50. Versamml. deutsch. Naturforscher und Aerzte S. 224. München 1877.

Betheiligung der Kohlehydrate bei der Muskelarbeit würde also erst ausgeschlossen werden, wenn die Muskeln auch zuckerfrei gefunden würden. Das ist aber noch nicht untersucht worden. Immerhin wird aber schon das Fehlen von Glykogen etwas Bedenken erregen müssen. Viel mehr fällt in das Gewicht die von PFLÜGER und STINTZING entdeckte Bildung von Kohlensäure aus einer bis dahin noch unbekannten Substanz, die aber weder zu den Fetten noch zu den Kohlehydraten gehören kann. Es ist der Möglichkeit, dass die Kohlensäure einem ganz complicirt gebauten, vielleicht auch eiweisshaltigen Molekül entstamme, früher gedacht worden; ein solches Molekül, das Kohlensäure, Milchsäure und Myosin(gerinnsel) bei der Zersetzung liefere, wurde von HERMANN schon vor längerer Zeit unter dem Namen inogene Substanz angenommen. Das Auffinden des Glykogens und der neuen Quelle der Kohlensäure würde HERMANN's damalige Anschauung natürlich etwas modificiren müssen. Auf die wohl unüberwindbare Schwierigkeit eine solche Substanz aus dem Muskel zu isoliren, hat HERMANN ganz besonders aufmerksam gemacht. Unter allen Umständen wird aber aus dem Gesagten hervorgehen, dass die Quelle der Muskelkraft eine zwiefache sein kann, unter normalen Verhältnissen es auch wahrscheinlich ist, es müssten denn die bei den Umsetzungen der Kohlehydrate freiwerdenden Kräfte nur die Form von Wärme haben.

### 3. *Vergleich der Vorgänge im ruhenden, thätigen und absterbenden Muskel.*

Bevor die Erörterungen weiter fortschreiten zu der Natur der chemischen Prozesse im thätigen Muskel, dürfte es zweckmässig sein nebeneinanderzustellen die Vorgänge im thätigen, im ruhenden sowie im erstarrenden Muskel.

Was zuerst die Aehnlichkeit zwischen Contraction und Erstarrung angeht, so ist dieselbe schon seit geraumer Zeit aufgefallen, allerdings hauptsächlich wegen der äusseren Veränderungen, der in beiden Fällen eintretenden Verkürzung. Dann zog die beiden Zuständen gemeinsame Säuerung der Muskeln die Aufmerksamkeit in höherem Grade auf die Aehnlichkeit, wenngleich DU BOIS-REYMOND selbst sich gegen die Gleichheit der Vorgänge ausprach. Seit der Zeit haben sich die Analogien noch vermehrt, zum guten Theil durch die Arbeiten von HERMANN, der auch zuerst den Vergleich wirklich durchführte.

Nach dem augenblicklichen Stand der Kenntnisse ergibt sich

eine Uebereinstimmung zwischen Contraction und Starre in der Wärmebildung, der Volumenabnahme, dem festeren Zusammenhängen der Fibrillen, und auf dem eigentlichen chemischen Gebiete in dem Fehlen einer eingreifenden Zersetzung der Eiweissstoffe, möglicher Weise in einer Myosinausscheidung, sodann in der Zersetzung von Kohlehydraten unter Bildung von Zucker und Milchsäure, und zwar mit der Eigenthümlichkeit, dass in dem ausgeschnittenen Muskel von letzterem Stoffe gerade um so viel weniger bei der Starre entsteht, als bei den vorhergehenden Contractionen bereits entstanden war. Weiter kommt hinzu Kohlensäurebildung sowohl bei Starre als bei Contraction, ebenso wie der Zucker und die Milchsäure sicher in beiden Zuständen aus derselben (vielleicht zweifachen) Quelle stammend, und Unabhängigkeit aller dieser einzelnen Vorgänge von dem Sauerstoff der Umgebung. Mit Wahrscheinlichkeit kann man die Bildung von reducirenden Substanzen in beiden Fällen annehmen, sicher ist wenigstens, dass sowohl Starre (s. oben S. 302) wie Ermüdung nach langer Thätigkeit, wie unten gezeigt werden wird, durch sauerstoffhaltiges Blut gehoben werden kann. Endlich darf auch wohl noch erwähnt werden, dass gewisse Stoffe, wie z. B. verdünnte Säuren sowohl die Contractionen anregen (chemische Muskelreize), als auch die Starre beschleunigen, und dass, wie Hermann[1] hervorgehoben hat, die idiomusculäre Contraction einen Uebergangszustand zwischen Contraction und Starre darstellt.

Hiernach scheint der Beweis für die Identität der beiden Prozesse, soweit das überhaupt möglich ist, erbracht zu sein. Man wird aber nicht mehr wie früher die Erstarrung als die letzte Contraction, als eine über den ganzen Muskel verbreitete, anhaltende, idiomusculäre Contraction, wie Schiff[2] sich ausdrückte, sondern umgekehrt jede Contraction als eine momentane und vorübergehende Erstarrung betrachten (Hermann).

Auch zwischen Ruhe und Thätigkeit finden sich, soweit es sich um den eigentlichen Stoffverbrauch handelt, Aehnlichkeiten, die wesentlich bestehen in Bildung von Wärme und Kohlensäure und Verbrauch von Kohlehydraten in beiden Fällen. Ist die Art der Zersetzung der letzteren im ruhenden Muskel auch noch nicht sicher bekannt, so ist es doch mehr als wahrscheinlich, dass sie von der im thätigen Muskel stattfindenden nicht abweicht, dass speciell die entstehende Säure, wie du Bois-Reymond sogar beim thätigen Muskel gelegentlich fand, sich der Wahrnehmung entziehen muss, dadurch

1 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 371.
2 Schiff, Molesch. Unters. S. 181. 1859.

dass sie fortwährend neutralisirt und ausgewaschen wird. Die schon seit langer Zeit aufgetretene Ansicht, dass die Zersetzungsprozesse im ruhenden und im thätigen Muskel nur quantitativ nicht qualitativ verschieden seien, ist auch nie auf erheblichen Widerspruch gestossen. Etwas anders verhalten sich natürlich die Muskeln, wenn gleichzeitig Ersatz stattfinden kann; dann halten sich bei Ruhe im gewöhnlichen Sinne Verbrauch und Ersatz im Ganzen die Waage, bei Arbeit überwiegt der Verbrauch den Ersatz, bei absoluter Ruhe im gelähmten Muskel der Ersatz den Verbrauch.

## III. Natur der chemischen Vorgänge im Muskel.

Der erste Theil des Stoffwechsels, der Verbrauch von chemischen Spannkräften, der wie eben gezeigt worden, im ruhenden, thätigen und absterbenden Muskel qualitativ derselbe ist, wurde in der früheren Zeit stets ohne Weiteres als ein Oxydationsvorgang angesehen. Nachdem aber zuerst du Bois-Reymond[1] von einer Theilerscheinung dieses Kraftverbrauches, der Säurebildung im erstarrenden Muskel, die Aehnlichkeit mit einem wahren Gährungsprozess hervorgehoben, hat Hermann[2] auf Grund der gefundenen Unabhängigkeit der in Rede stehenden Vorgänge von Sauerstoffaufnahme ganz allgemein ausgesprochen, dass das chemische Substrat der Muskelarbeit nicht ein Oxydationsprozess sei, sondern ein Spaltungsprozess, bei welchem durch Sättigung stärkerer Affinitäten, durch Uebergang in eine stabilere Atomgruppirung, Kräfte frei werden, etwa wie bei der alkoholischen Gährung des Zuckers. Insofern bei dieser Spaltung, die auch oben bei der Starre bereits theilweise erörtert worden ist, einerseits sauerstoffreichere Atomcomplexe, die Kohlensäure, andererseits sauerstoffärmere entstehen, kann man doch von einer Oxydation, „inneren Oxydation“, sprechen, wobei die Frage, ob der Sauerstoff der Kohlensäure von demselben Molekül wie der Kohlenstoff geliefert wird oder von einem anderen unentschieden bleibt. Die Auffassung von Hermann hat bis auf den heutigen Tag Geltung für die Bildung des Zuckers und der Milchsäure, wahrscheinlich auch für die Gerinnung des Myosins, ferner sicher noch für den Theil der Wärme, der den eben erwähnten Prozessen seinen Ursprung verdankt, aber nicht mehr für die Bildung der gesammten Kohlensäure, sondern nur mehr für einen Theil derselben. Der grösste

---

1 E. du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288.

2 L. Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w. Berlin 1867.

Theil der Kohlensäure entsteht vielmehr, wie die Untersuchungen von Pflüger und Stintzing gelehrt haben, ohne Betheiligung eines Fermentes durch Dissociation, die durch Wärme und Innervation beschleunigt wird wie eine Fermentation, durch Wärme aber noch von solcher Höhe, wie sie Fermentprozesse niemals ertragen.

In welcher Weise die Innervation die in der Ruhe fortwährend stattfindenden Spaltungen beiderlei Art so bedeutend zu beschleunigen im Stande ist, so dass der Kraftvorrath nun rasch erschöpft werden kann, darüber kann man sich wohl Vorstellungen machen, aber auch nicht mehr als Vorstellungen. Vielleicht ist das erste, was entsteht, wenn der Erregungsvorgang im Nerven, der wahrscheinlich doch auch hier mit Verbrauch von chemischer Spannkraft einhergeht, von Querschnitt zu Querschnitt sich fortpflanzend den Muskel erreicht, und ebenso im Muskel selbst der Verkürzung vorauseilend, von Querschnitt zu Querschnitt mit messbarer Geschwindigkeit fortschreitet, theilweise Zersetzung der Kohlehydrate unter Bildung von Wärme und Milchsäure, die dann erst die weiteren Umsetzungen, insbesondere die freilich noch hypothetische Myosingerinnung und die Spaltung der kohlensäurebildenden Substanz von Pflüger und Stintzing veranlassen. Es ist indes dabei an die unvollkommene Kenntnis der Reihenfolge der verschiedenen chemischen Theilerscheinungen des Contractionsvorganges zu erinnern.

Noch mehr fehlt es aber an irgend einer plausibelen Vorstellung darüber, wie im thätigen Muskel die chemische Spannkraft, die im vollkommen ruhenden Muskel nur die Form von Wärme annimmt, in mechanische Arbeit umgewandelt wird. Dass die Verkürzung des Muskels gebunden ist nicht direct an den fermentativen Zerfall der Kohlehydrate, auch nicht direct an die als Dissociation aufzufassende Kohlensäureentwicklung, sondern an die Eiweisskörper, unterliegt wohl keinem Zweifel. Es ist dies wohl auch daraus zu entnehmen, dass Eiweissreichthum des Körpers, der seinerseits wieder um erhalten zu bleiben, eine entsprechend hohe Eiweisszufuhr in der Nahrung verlangt, — dies ist die Erklärung des Einflusses einer stickstoffreichen Nahrung auf die Arbeitsfähigkeit — zu den grössten Kraftleistungen befähigt. Sollte vielleicht die chemische Spannkraft der Pflüger'schen kohlensäurebildenden Substanz, soweit sie nicht als Wärme auftritt, wesentlich dazu dienen, aus dem hypothetischen Myosingerinnsel, welches selbst unter Freiwerden von Wärme, also unter Verminderung der ursprünglichen chemischen Spannkraft auftritt, unter Mithülfe von anderen Substanzen oder ohne solche die myosinbildenden Substanzen wieder zu regeneriren?

Um die angedeuteten Fragen zu lösen, ist nebst vielem anderen auch eine Aufklärung der Beziehungen zwischen den Muskelbestandtheilen im chemischen Sinne und den morphologischen Verhältnissen durchaus erforderlich. Es ist nöthig an dieser Stelle noch besonders hervorzuheben, dass die Theorie, welche die Muskelcontraction durch vorübergehende Gerinnung des Myosins zu erklären sucht, die sarcous elements gar nicht berücksichtigt. Gerinnt doch das ausgepresste Muskelplasma ohne dieselben. Eine Betheiligung der doppelbrechenden Theilchen bei dem Contractionsvorgang ist aber mit grosser Bestimmtheit zu vermuthen, seitdem, hauptsächlich durch ENGELMANN's[1] Untersuchungen, ein Vorkommen solcher doppelbrechender Theilchen, stets positiv einaxig und in ihrer Axe mit der Richtung der Verkürzung zusammenfallend, in der contractilen Substanz im weitesten Sinne des Wortes festgestellt ist. —

Der zweite Theil des Stoffwechsels, der Ersatz, ist noch weniger klar als der Verbrauch. Im lebenden Organismus bei erhaltener Circulation hält im ruhenden Muskel der Ersatz mit dem Verbrauch so ziemlich gleichen Schritt, aber doch nicht ganz, es tritt auch hier allmählich locale und allgemeine Ermüdung ein, an der natürlich das Nervensystem betheiligt ist, weil eben die Ruhe doch keine vollkommene ist. Bei der absoluten Ruhe, wie man vergleichsweise den durch Aufhebung jeglicher Innervation hervorzubringenden Zustand nennen könnte, kann der Ersatz grösser als der Verbrauch sein, so dass es zur Anhäufung sonst fortwährend zersetzter Stoffe kommt. Nachgewiesen ist dies freilich nur für das Glykogen (s. o. S. 316), und mit Bestimmtheit lässt sich auch sagen, dass nicht alle Ersatzstoffe sich in dieser Art anhäufen können. Umgekehrt findet sich im thätigen Muskel der Verbrauch grösser als der Ersatz. Der ausgeschnittene Muskel endlich und auch der im Körper noch befindliche, aber von der Blutzufuhr abgeschnittene Muskel, einerlei natürlich ob ruhend oder thätig oder durch Wärme in seinem Umsatz beschleunigt, bieten den extremsten Fall von Verbrauch allein dar. Wenn dies Missverhältniss zwischen Verbrauch und Ersatz einige Zeit gedauert hat, verringert sich die Erregbarkeit und Leistungsfähigkeit des Muskels, er ist ermüdet. Die Ermüdung wird cet. par. um so eher eintreten, je vollkommener der Ersatz ausgeschlossen ist, und je mehr der Verbrauch auf irgend eine Weise beschleunigt wird. Es bedarf wohl keiner weiteren Auseinandersetzung, dass ein im Anfange der Starre befindlicher Muskel sich von einem durch Contractionen ermüdeten Muskel nicht unterscheidet.

1 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 432. 1875.

Der bei erhaltener Blutzufuhr arbeitende Muskel ermüdet aber nicht bloss darum weniger, weil das Blut ihm Ersatzstoffe zuführt, sondern auch weil es ihm die bei der Thätigkeit entstehenden Zersetzungsproducte zum Theil wegnimmt. Die Anhäufung von Milchsäure im tetanisirten Muskel (du Bois-Reymond) und deren Uebergang in das Blut (Spiro) machen es wahrscheinlich, dass ein Theil der Milchsäure im Muskel nicht weiter verwendet, sondern stets fortgeschafft wird. Ob das Blut, von der Kohlensäure abgesehen, noch andere von dem Thätigkeitsvorgang direct stammende Stoffe aus dem Muskel wäscht, lässt sich einstweilen nicht mit Bestimmtheit sagen. Die Anhäufung von Milchsäure befördert aber offenbar die Ermüdung. Das beweisen J. Ranke's[1] Versuche über die Erfolge von Injectionen verdünnter Milchsäure in das Gefässsystem. Die Muskeln geriethen dadurch in einen der Ermüdung sehr ähnlichen Zustand. Dem entsprechend zerfällt auch die Restitution des ermüdeten Muskels in zwei Theile, von denen der eine, jedenfalls aber nicht der wesentlichste, in der Fortschaffung der Zersetzungsproducte besteht. Wie Muskeln bis zur Reactionslosigkeit durch Tetanus erschöpft nach Ausspülen ihrer Gefässe vermittelst einer verdünnten Kochsalzlösung wieder contractionsfähig werden, haben die Ranke'schen Experimente ebenfalls gelehrt. Der andere Theil der Restitution umfasst dasjenige, was bis dahin als Ersatz bezeichnet wurde.

Unter den Ersatzstoffen ist der Sauerstoff in erster Linie zu nennen, weil die übrigen Substanzen ohne den Sauerstoff vollkommen wirkungslos sind, Sauerstoff aber auch allein dem ermüdeten Muskel zugeführt denselben bis zu einem gewissen Grade seine Leistungsfähigkeit zurückgeben kann. Die beweisenden Thatsachen, zum grössten Theile früher schon angeführt, sind: die längere Dauer der Erregbarkeit in sauerstoffhaltigen Gasgemengen, die Restitution des starren Muskels durch sauerstoffhaltiges Blut, die Erholung des ermüdeten Muskels durch kleine Mengen übermangansauren Alkalis (Kronecker[2]). Der Sauerstoff braucht dem Muskel nicht in Sauerstoffhämoglobin zugeführt zu werden. Dafür hat Hermann[3] schon unter Anderem geltend gemacht, dass das Blut der wirbellosen Thiere nicht hämoglobinhaltig ist, während doch ihre Muskeln denen der höheren Thiere völlig analog sind. Für diese selbst hat Oertmann[4] den noch fehlenden Beweis geliefert durch Untersuchung des gesamm-

1 J. Ranke, Tetanus S. 329. Leipzig 1865.

2 Kronecker, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Mathem.-phys. Cl. 1871. S. 690.

3 Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w. S. 59. Berlin 1867.

4 Oertmann, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 381. 1877.

ten Gasumtausches von entbluteten Fröschen, sogenannten Salzfröschen. Die Oxydationsprocesse erlitten durch die Entblutung keine Veränderung, insbesondere war auch der Sauerstoffverbrauch nicht geringer als bei bluthaltigen Fröschen. Der aufgenommene Sauerstoff geht sofort in so feste Verbindungen über, dass er nicht wieder als solcher ausgetrieben werden kann. Es ist daher wohl auch die Hypothese von M. TRAUBE [1], welche annimmt, dass der Sauerstoff sich mit der Muskelfaser zu einer losen chemischen Verbindung vereinigt, die im Stande sei Sauerstoff an andere mit kräftigerer Affinität zum Sauerstoff begabte Stoffe abzugeben, und zwar um so leichter, je höher die Temperatur und je stärker die Innervation ist, und dann von Neuem Sauerstoff aufzunehmen, nicht sehr wahrscheinlich, da man sich, wie HERMANN mit Recht hervorhebt, eine derartige Verbindung von Sauerstoff mit einem fermentartigen Körper kaum anders vorstellen kann, wie die des Sauerstoffs mit dem Hämoglobin, und eine Unzersetzlichkeit einer solchen Verbindung im Vacuum nicht wohl denkbar ist. Die Hypothese liesse sich übrigens mit der früher gegebenen Erklärung der Vorgänge im Muskel sehr wohl vereinigen. Weiter kann auch von einer Aufspeicherung des Sauerstoffs im Muskel in irgend einer, noch dazu sehr schwer erklärlichen Weise, nicht die Rede sein. Hieraus würde folgen, dass die Sauerstoffaufnahme eine secundäre Erscheinung ist. Welche Aufgaben dem Sauerstoff zufallen, lässt sich mit Sicherheit nicht sagen. Er wird dazu dienen, die in dem Muskel gefundenen reducirenden Stoffe zu oxydiren, sei es dass dieselben den Muskel zu verlassen, sei es, dass sie in ihm weiter zu verbleiben und von Neuem bei dem Stoffumsatz sich zu betheiligen bestimmt sind. Ob und wie der Sauerstoff bei der Regeneration der myosinbildenden Substanzen oder gar einer complicirter gebauten inogenen Substanz mitwirkt, darüber thut man wohl sich der Vermuthungen und Hypothesen zu enthalten, so lange die Substanzen, welche im Muskel sich zersetzen, so unbekannt sind. Vielleicht könnten ausserhalb des Körpers angestellte Versuche aus dem Myosin wieder eine gerinnbare Flüssigkeit zu gewinnen die Erkenntniss etwas fördern. Man müsste zu solchen Versuchen ein Myosin verwenden, das nicht zu lange mit Milchsäure und nicht mit zu grossen Mengen derselben in Berührung gewesen wäre, denn es ist wohl denkbar, dass die Einwirkung derselben auf das Myosin, d. i. die Bildung von Syntonin, die, wie oben schon bemerkt wurde, nach KÜHNE's Ansicht sich in einer gewissen Lockerung der Starre ausspricht, die Grenze für die Möglichkeit der Restitution der myosinbildenden Substanzen sei es extra corpus sei es intra corpus bei hochgradiger Starre bildet.

Zum Ersatz müssen weiter dem Muskel kohlenstoffhaltige stickstofffreie Atomcomplexe zugeführt werden, die aber unter Umständen erst im Muskel vielleicht aus stickstoffhaltigen Körpern sich bilden. Es wäre wohl nicht unmöglich, dass die stickstoffhaltigen Abkömmlinge der Eiweisskörper wie Kreatin, Hypoxanthin

1 M. TRAUBE, Arch. f. pathol. Anat. XXI. S. 396. 1861.

u. s. w. ausser dem regelmässigen, von dem Thätigkeitszustand des Muskels unabhängigen Zerfall der Eiweisskörper des Muskels, zum Theil der Bildung jener kohlenstoffhaltigen Atomcomplexe aus Eiweissstoffen ihren Ursprung verdankten. Es liegt übrigens auf der Hand, dass in den Fällen, in welchen die Eiweisskörper durch vollkommene Verbrennung die geleistete Arbeit nicht decken können, diese Deckung noch weniger durch zudem noch unvollkommen verbrannte (z. Th. als Milchsäure ausgeschiedene) stickstofffreie Spaltungsproducte, also Theile derselben geleistet werden kann, dass also in diesen Fällen von einem Ursprung der in Rede stehenden stickstofffreien organischen Verbindungen aus Eiweisskörpern nicht die Rede sein kann. Andererseits bei reiner Eiweissnahrung müssten sie aber sämmtlich aus Eiweisskörpern entstehen, und in gewissen zwischen diesen beiden Extremen liegenden Fällen, wenn die stickstofffreien Verbindungen der Nahrung zwar nicht fehlen, aber in zu geringer Menge in derselben vorhanden sind, in welchen, wie oben S. 322 auseinandergesetzt wurde, vermehrte Stickstoffausscheidung während der Arbeit und in der der Arbeit folgenden Ruheperiode eine normale Erscheinung ist, werden stickstoffhaltige wie stickstofffreie Substanzen die Ersatzstoffe liefern.

Wie die durch Dissociation Kohlensäure liefernde Substanz restituirt wird, darüber lässt sich natürlich gar Nichts sagen. Die zweite Substanz, welche im Stoffwechsel des Muskels fortwährend zersetzt wird, das Glykogen, bildet sich in den Muskeln wahrscheinlich auf dieselbe Weise wie in der Leber. Das ist durch Fütterungsversuche nach längerem Fasten, also bei sehr herabgesetztem Glykogengehalt der Muskeln, durch Luchsinger[1] erwiesen worden: nach Fütterung von Glycerin und Traubenzucker fand sich das Muskelglykogen bei Kaninchen bedeutend vermehrt. Dass das Glykogen auch aus Eiweisskörpern entstehen kann, scheint aus dem Glykogenreichthum der Muskeln von mit ausgekochtem Pferdefleisch gefütterten Hühnern hervorzugehen (Naunyn[2]). Der bei Traubenzucker beobachtete Erfolg legt die Frage nahe, ob der in dem Muskel selbst gebildete Traubenzucker (Fleischzucker) wieder in Glykogen zurückverwandelt werden könne. Es wird aber in gewöhnlichen Verhältnissen kaum zur Ansammlung von Fleischzucker kommen, sondern es ist wahrscheinlich, dass die gebildeten Zuckermoleküle rasch weiter die Milchsäuregährung eingehen. Die Frage wird also nicht von praktischer Bedeutung werden.

Der Ersatz wird nach jeder Richtung hin erleichtert durch die schnellere Circulation des Blutes im thätigen Muskel.

---

1 Luchsinger, Exper. u. krit. Beiträge z. Physiol. u. Pathol. d. Glykogens. Dissert. S. 22. Zürich 1875.

2 Naunyn, Arch. f. exper. Pathol. III. S. 85. 1875.

## ANHANG.

# Die glatten Muskeln.

Zu den bei den quergestreiften Muskeln angeführten die Untersuchung erschwerenden Umständen kommt bei den glatten Muskeln noch hinzu, dass das Material so schwer zu beschaffen ist, da die Masse der glatten Muskeln bei den einheimischen Kaltblütern zu gering ist, bei den Warmblütern aber das rasche Absterben störend eingreift. Vielleicht lassen sich verwenden die glatten Muskeln von Warmblütern, die nach dem oben S. 299 erwähnten Verfahren von Cl. Bernard vor dem Tode auf 20° C. abgekühlt worden sind. Die Untersuchung im Einzelnen würde dann dieselben Wege einzuschlagen haben, die sich bei den quergestreiften Muskeln bewährt haben.

Bis jetzt ist über den chemischen Bau der glatten Muskeln folgendes festgestellt.

Die Reaction der glatten ruhenden Muskeln ist stets neutral oder alkalisch (du Bois-Reymond [1]), nur der hintere Schliessmuskel von Anodonta — falls es erlaubt ist, die den glatten Muskeln ähnlichen Muskeln der niederen Thiere mit heranzuziehen — reagirt auch im Leben sauer (J. Bernstein [2]). Dieser Muskel ist aber nicht ruhend, sondern stets in einem gewissen Grade der Contraction.

Die Eiweisskörper angehend, so hat man aus der auch die Muskelfaserzellen befallenden Starre auf die Gegenwart von Myosin bildenden Substanzen geschlossen. Dass man beim Auspressen von glatten Muskeln keine gerinnbare Flüssigkeit erhält, ist nach dem bei den analogen Versuchen von Brücke Gesagten nicht als Gegenbeweis aufzufassen. Einen dem Musculin ähnlichen bei 45—49° C. gerinnenden Eiweisskörper haben Heidenhain und Hellwig [3] durch Auspressen gewonnen. Alkalialbuminat kommt nach M. S. Schultze [4] in grossen Mengen vor. Endlich fehlt auch nicht lösliches Eiweiss.

Von ungelösten Eiweisskörpern enthält die contractile Faserzelle ausser den in dem Kern befindlichen nach den Brücke'schen [5] Untersuchungen sarcous elements.

Mit Leichtigkeit gehen sämmtliche Eiweisskörper durch die Einwirkung verdünnter Salzsäure in Syntonin über.

Hämoglobin ist wie bei den quergestreiften Muskeln kein constanter und wesentlicher Bestandtheil. Nach Lankester [6] sind u. A. die glatten Muskeln des Rectums des Menschen rothgefärbt.

Von stickstoffhaltigen Abkömmlingen der Eiweisskörper ist Kreatin von Lehmann nachgewiesen worden.

---

1 du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859. S. 288.
2 J. Bernstein, De animal. evertebrat. musculis nonnulla. Dissert. Berol. 1862.
3 Hellwig, Nonnulla de musculis laevibus. Dissert. Vratisl. 1861; Heidenhain, Studien d. physiol. Instituts zu Breslau. 1. Heft. S. 199. Leipzig 1861.
4 M. S. Schultze, Ann. d. Chemie u. Pharm. LXXI. S. 277.
5 E. Brücke, Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern. Wien 1858.
6 Lankester, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 315. 1871.

Von Kohlehydraten hat BRÜCKE[1] Glykogen in der Muskelhaut des Schweinemagens gefunden. Das Vorkommen von Inosit wird von LEHMANN[2] angegeben.

Der Gehalt der organischen Muskeln an Fetten, Wasser, Asche und Gasen ist noch nicht bestimmt.

Die glatten Muskeln werden unter denselben Bedingungen wie die quergestreiften starr. Eine Gerinnung in den Fasern ist von HEIDENHAIN[3] beobachtet, die allgemeine Erstarrung in mechanischem Sinne von KÜHNE[4] beschrieben. Es sollen frische nicht contrahirte Därme für das Gefühl grössere Weichheit zeigen als 4—5 Stunden nach dem Tode. Ferner bedarf es um die Harnblase des Hundes bis zur annähernden Herstellung der Kugelform zu erweitern einige Stunden nach dem Tode eines weit höheren Druckes als unmittelbar nach dem Tode des Thieres. Von den Theilerscheinungen der Starre ist nur die Säurebildung in das Auge gefasst worden. LEHMANN[5] hatte Milchsäure im Muskel gefunden und saure Reaction der Muscularis des Schweinemagens, auch SIEGMUND[6] fand Milchsäure im sauer reagirenden Uterus einer nach künstlicher Frühgeburt im achten Monat gestorbenen Frau, DU BOIS-REYMOND aber konnte weder an dem Muskelmagen der Vögel, dessen Veränderungen er bis zur Fäulniss verfolgte, noch an der Muskelhaut des Dickdarms und der Aorta vom Ochsen saure Reaction entdecken, und hielt daher die Säurung der glatten Muskeln überhaupt für zweifelhaft, indem er das positive Resultat von SIEGMUND für Folge von Contractionen erklärte. Jetzt aber, wo man im Gegensatz zu der damaligen Auffassung von DU BOIS den Prozess der Thätigkeit und der Starre nicht mehr für von einander verschieden hält, wird SIEGMUND's Erfahrung als Beweis für Säurebildung bei der Starre gelten, ebenso ferner die Gegenwart von Glykogen, wenn auch dessen Umsetzung noch nicht bekannt ist. Das Ausbleiben der sauren Reaction wird man nicht als ein Ausbleiben der Säurebildung, sondern als ein Verdecktwerden der Säure, vielleicht durch die Alkalialbuminate auffassen.

Von dem Stoffwechsel der glatten Muskeln weiss man gar Nichts, es sind aber bei der offenbar sehr grossen Uebereinstimmung zwischen den organischen und willkürlichen Muskeln im chemischen Bau und den Veränderungen bei der Erstarrung auch hier keine grossen Abweichungen zu erwarten. Dass sich bei der Thätigkeit der Muskeln Säure bildet, darf wohl aus der oben erwähnten sauren Reaction des stets in einem gewissen Grade contrahirten hinteren Schliessmuskels von Anodonta geschlossen werden. Die übliche Trennung beider Muskelarten wird in der Physiologie mit der Zeit wegfallen können. —

1 BRÜCKE, Sitzgsber. d. Wiener Acad. LXIII. 2. Abth. Febr. 1871.
2 C. G. LEHMANN, Lehrb. d. physiol. Chemie III. (1) S. 73. Leipzig 1851.
3 HEIDENHAIN, Studien d. physiol. Instit. zu Breslau. 1. Hft. S. 199. Leipzig 1861.
4 W. KÜHNE, Lehrb. d. physiol. Chemie S. 331. Leipzig 1866.
5 C. G. LEHMANN, Lehrb. d. physiol. Chemie III. (1) S. 72. Leipzig 1851.
6 Mündliche Mittheilung an DU BOIS-REYMOND.

# PHYSIOLOGIE

DER

# PROTOPLASMA- UND FLIMMERBEWEGUNG

VON

PROF. DR. TH. W. ENGELMANN IN UTRECHT.



## ERSTES CAPITEL.

# Die Protoplasmabewegung.

---

### I. Einleitung.

Lebendiges Protoplasma besitzt in sehr vielen Fällen die Fähigkeit sich selbstständig, mit einer, wenigstens dem bewaffneten Auge merklichen Geschwindigkeit zu bewegen. Die Bewegungen äussern sich in Aenderung der Form und inneren Anordnung bei anscheinend gleichbleibendem Volum der protoplasmatischen Massen, können auch künstlich, durch sogenannte Reize, hervorgerufen bezüglich beeinflusst werden und sind in ihrem Zustandekommen an die allgemeinen Lebensbedingungen gebunden. Hierin also stimmen sie mit den Bewegungen der Muskelfasern und Flimmerorgane überein, mit denen sie zudem durch zahlreiche Uebergangsformen direkt verbunden sind. Sie werden desshalb mit jenen beiden Arten organischer Bewegung unter dem Namen der Contraktilitätserscheinungen zusammengefasst.

Das Eigenthümliche der Protoplasmabewegungen liegt nun zunächst darin, dass die Theilchen der contraktilen Masse im Allgemeinen nicht um eine feste Gleichgewichtslage sich bewegen, sondern ihre Anordnung anscheinend ganz beliebig, ähnlich den Theilchen einer Flüssigkeit, ändern können. Ferner wird der Anstoss zu den Bewegungen normalerweise nicht von aussen zugeführt, sondern in den sich bewegenden Theilchen selbst erzeugt. Das Protoplasma besitzt also nicht nur Contraktilität und Reizbarkeit sondern auch Automatie. Es vereinigt in sich drei Eigenschaften, die bei den Flimmerorganen über zwei (Protoplasma und Cilien), bei den Muskeln über drei (Ganglien, Nerven, Muskeln) histiologisch differente Apparate vertheilt zu sein pflegen, entspricht also einer niedrigeren Organisationsstufe. Hierzu stimmt seine ausserordentlich weite Verbreitung in pflanzlichen wie thierischen Organismen, sein Vorherrschen gerade bei den niedersten Lebensformen der beiden Reiche, sowie bei embryonalen, überhaupt jugendlichen Zellen, nicht minder der Mangel eines zusammengesetzteren anatomischen Baues (s. unten).

## ERSTES CAPITEL.

# Die Protoplasmabewegung.

---

### I. Einleitung.

Lebendiges Protoplasma besitzt in sehr vielen Fällen die Fähigkeit sich selbstständig, mit einer, wenigstens dem bewaffneten Auge merklichen Geschwindigkeit zu bewegen. Die Bewegungen äussern sich in Aenderung der Form und inneren Anordnung bei anscheinend gleichbleibendem Volum der protoplasmatischen Massen, können auch künstlich, durch sogenannte Reize, hervorgerufen bezüglich beeinflusst werden und sind in ihrem Zustandekommen an die allgemeinen Lebensbedingungen gebunden. Hierin also stimmen sie mit den Bewegungen der Muskelfasern und Flimmerorgane überein, mit denen sie zudem durch zahlreiche Uebergangsformen direkt verbunden sind. Sie werden desshalb mit jenen beiden Arten organischer Bewegung unter dem Namen der Contraktilitätserscheinungen zusammengefasst.

Das Eigenthümliche der Protoplasmabewegungen liegt nun zunächst darin, dass die Theilchen der contraktilen Masse im Allgemeinen nicht um eine feste Gleichgewichtslage sich bewegen, sondern ihre Anordnung anscheinend ganz beliebig, ähnlich den Theilchen einer Flüssigkeit, ändern können. Ferner wird der Anstoss zu den Bewegungen normalerweise nicht von aussen zugeführt, sondern in den sich bewegenden Theilchen selbst erzeugt. Das Protoplasma besitzt also nicht nur Contraktilität und Reizbarkeit sondern auch Automatie. Es vereinigt in sich drei Eigenschaften, die bei den Flimmerorganen über zwei (Protoplasma und Cilien), bei den Muskeln über drei (Ganglien, Nerven, Muskeln) histiologisch differente Apparate vertheilt zu sein pflegen, entspricht also einer niedrigeren Organisationsstufe. Hierzu stimmt seine ausserordentlich weite Verbreitung in pflanzlichen wie thierischen Organismen, sein Vorherrschen gerade bei den niedersten Lebensformen der beiden Reiche, sowie bei embryonalen, überhaupt jugendlichen Zellen, nicht minder der Mangel eines zusammengesetzteren anatomischen Baues (s. unten).

Kühne[1] näher erwiesen und durch dieselben Forscher, sowie durch Naegeli, Brücke, Heidenhain, Cienkowsky, Hofmeister u. a. überhaupt die nähere Kenntniss der Bewegung und ihrer Bedingungen aufs Mannichfachste gefördert worden. Auf die Wanderungen amöboider Zellen in thierischen Geweben ward durch von Recklinghausen[2] (1863) die allgemeine Aufmerksamkeit gelenkt, und durch denselben Forscher, wie durch Stricker, Cohnheim u. a. die Bedeutung dieser Wanderungen für viele physiologische und pathologische Vorgänge im thierischen Organismus dargethan.

## II. Physikalische und chemische Eigenschaften des contraktilen Protoplasma.

Dasselbe erscheint optisch als eine homogene, durchsichtige, fast immer farblose Masse, welche das Licht stärker als Wasser, schwächer als Oel bricht. In einigen Fällen, in denen es in Form von dickeren Fasern oder hautartigen Schichten mit einer vorherrschenden Bewegungsrichtung auftritt (Pseudopodien von Actinosphaerium Eichhorni, cortikales Protoplasma von Stentor) wurde es deutlich doppelbrechend gefunden und zwar in Uebereinstimmung mit Muskeln und Flimmerhaaren positiv einaxig, die optische Axe mit der Bewegungsrichtung zusammenfallend.[3]

Verschiedene Partien der nämlichen Protoplasmamassen können verschiedenes Brechungsvermögen haben. Bei nackten amöboiden Protoplasmen sind meist die oberflächlichen Lagen stärker brechend als die inneren; in den Pseudopodien von Actinosphaerium und vieler Rhizopoden unterscheidet man eine stark lichtbrechende Axenschicht. Während der Bewegungen ändert sich häufig das Lichtbrechungsvermögen der nämlichen Partie innerhalb ziemlich weiter Grenzen.

Die mechanischen Eigenschaften erscheinen gewöhnlich als die einer mehr oder minder zähflüssigen, mit Wasser nicht mischbaren, quellungsfähigen Substanz: mässige Cohäsion, grosse Dehnbarkeit, bei sehr geringer und ziemlich unvollkommener Elasticität, Streben Tropfenform anzunehmen. Sie variiren übrigens sowohl für verschiedene Arten wie für verschiedene Stellen des nämlichen Protoplasma und ändern sich häufig in kurzer Zeit an der nämlichen Stelle. Bei

---

Sarkodekörper der Rhizopoden. Ztschr. f. wissensch. Zool. XV. S. 342. 1865 und viele andere Arbeiten besonders in der Jenaischen Zeitschrift.

1 W. Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contraktilität. Leipzig 1864; s. auch Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 564 u. 748.

2 F. von Recklinghausen, Ueber Eiter- und Bindegewebskörperchen. Arch. f. pathol. Anat. XXVIII. S. 157 f. Taf. II. 1863.

3 Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 449 u. 454 f. 1875.

nackten amöboiden Protoplasmen ist meist die oberflächliche Schicht fester als das Innere, kann sogar, dauernd oder vorübergehend, zu einer ziemlich festen Membran werden. Für gewöhnlich fehlt eine solche jedoch, da an jeder beliebigen Stelle der Körperoberfläche feste Körper aufgenommen werden können, wie Fütterung mit Farbstoffkörnchen (Indigo, Karmin u. s. w.) in jedem Falle leicht zu beobachten gestattet.[1] — In vielen Fällen ist das Innere fester, die oberflächliche Schicht sehr weich, oft klebrig (Pseudopodien vieler Rhizopoden, Actinosphaerium u. a.).

Fast ausnahmslos birgt das Protoplasma Einschlüsse, welche bei den Bewegungen eine passive Rolle spielen. Abgesehen von zufälligen Vorkommnissen, wie von aussen aufgenommenen festen Körpern, sowie von Kerngebilden, sind es namentlich Körnchen und Vakuolen, meist von äusserst geringer Grösse. Die Körnchen können in sehr grosser Zahl, aber auch sehr sparsam vorkommen. Die meisten scheinen albuminoider, andere fettiger, wieder andere anorganischer Natur (kohlensaurer Kalk z. B. bei einigen Myxoplasmodien) zu sein. Selten sind Farbstoffkörnchen (manche Myxomyceten, Protamoeba aurantiaca etc.).

Sehr häufig finden sich die Körnchen ausschliesslich im Innern des Protoplasma. Man unterscheidet dann eine, oft ziemlich dicke glashelle körnerfreie Rindenschicht oder Hautschicht und eine körnige und deswegen trübe Innenmasse (besonders deutlich bei Amöben und Myxoplasmodien). Beide können zeitweise sehr scharf von einander abgegrenzt erscheinen, sie pflegen sich jedoch während der Bewegungen beständig zu vermischen und wieder zu trennen.

Wo körnchenhaltiges Protoplasma sich zu sehr dünnen Fäden gestaltet (Pseudopodien der Rhizopoden, Radiolarien u. s. w., Fadennetz von Noctiluca, viele Pflanzenzellen), ragen die Körnchen oft über die Oberfläche hervor. Ja sie kommen dann nicht selten vorzugsweise in der oberflächlichen Schicht vor. Auch Fremdkörper bleiben leicht an der Oberfläche nackter Protoplasmen kleben und können dann in derselben Weise wie die eigenen Körnchen fortbewegt werden (Rhizopoden, Oscillarien, Diatomeen u. s. f.).

Die sehr körnerreichen Partien des Protoplasma scheinen im Allgemeinen eine geringere Cohäsion als die körnerfreien zu besitzen. So strömt das körnerreiche Innere der Myxoplasmodien und Amöben oft innerhalb der festeren Rindenschicht wie eine dünnflüssige Emul-

---

[1] E. Haeckel, Die Radiolarien S. 104—106; v. Recklinghausen, Arch. f. pathol. Anat. XXVIII. S. 184; W. Preyer, ibid. XXX. S. 420; M. Schultze, Arch. f. microscop. Anat. I. S. 23.

sion in einem Schlauche. Nicht selten auch zeigen die Körnchen unregelmässig zitternde und tanzende Bewegungen anscheinend ganz derselben Art, wie sie kleinsten in dünnen Flüssigkeiten schwebenden Theilchen eigen ist (Brown'sche Molekularbewegung). So z. B. im Endoplasma von Vorticellinen, im Innern vieler Myxomyceten, im Protoplasma vieler Pflanzenzellen. Besondere mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen innerhalb des Plasma, in welchen die Bewegungen etwa stattfänden, sind dabei keineswegs immer oder auch nur häufig zu entdecken. Es scheint vielmehr das ganze Plasma an jenen Stellen nahezu die Cohäsion einer dünnen Flüssigkeit zu haben. — An der Oberfläche sehr dünner Protoplasmafäden (viele Pflanzenzellen, Pseudopodien der Rhizopoden z. B.) ist auch die Beweglichkeit der Körnchen meist viel grösser wie in der mehr hyalinen Axe. Auch fliessen solche Fäden wie gewöhnliche Schleimfäden sehr leicht unter „Schwimmhautbildung" zusammen, was von hyaliner Rindenschicht umgebene Protoplasmamassen nicht leicht thun.

Dass übrigens das Zusammenfliessen nicht oder doch nicht immer bloss vom vorherigen Cohäsionsgrad der Substanz abhängt, folgt aus der höchst beachtenswerthen Thatsache, dass Pseudopodien verschiedener Rhizopodenindividuen [1] sowie Ausläufer specifisch verschiedener Plasmodien [2] niemals mit einander verschmelzen.

Ohne Zweifel werden die angeführten Cohäsionsunterschiede wesentlich von Unterschieden im Gehalt an Imbibitionswasser bedingt, wie schon der der Cohäsion gleichsinnig variirende Brechungsindex lehrt. Auch können sie künstlich unter entsprechenden Aenderungen des Volums und Lichtbrechungsvermögens durch Quellung und Schrumpfung machende Mittel hervorgerufen werden (s. unten). Es kommt ferner gerade im leichtbeweglichen, körnerreichen Protoplasma oft zur Ausscheidung von Flüssigkeit in Form kleiner Tropfen: Vakuolenbildung. Das Plasma kann infolge davon ein schaumiges Ansehen erhalten. In ruhenden Protoplasmapartien ist die Form dieser Vakuolen meist rein kuglig; bei den Bewegungen kann sie mannichfach verzogen werden, strebt aber immer zur Kugelgestalt zurück.

Dasselbe gilt von der Form der Gasblasen [3], die in einigen Fällen (Arcella, Amoeba) im Protoplasma beobachtet worden sind.

---

1 Max Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen S. 25. 1863.

2 Cienkowsky, Zur Entwickelungsgeschichte der Myxomyceten. Jahrb. f. wissensch. Bot. III. S. 335. 1863; de Bary, Die Mycetozoen. 2. Aufl. S. 40. 1864.

3 Th. W. Engelmann, Beiträge z. Physiol. d. Protoplasma. Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 307. 1869; Zool. Anzeiger I. S. 152. 1878.

In Bezug auf die chemische Zusammensetzung des reinen Protoplasma ist man wesentlich auf mikrochemische Reaktionen angewiesen. Dem entsprechend sind die vorhandenen Kenntnisse nur äusserst dürftige. Im Besonderen lässt sich kein chemisches Merkmal angeben, durch welches sich contraktiles von nicht contraktilem Protoplasma unterschiede.

Im Leben ist die Reaktion wohl meist schwach alkalisch oder neutral [1]; bei Aethalium septicum immer deutlich alkalisch.[2] Doch sah ich mitunter blaue Lakmuskörnchen innerhalb weniger Minuten nach der Aufnahme ins contraktile Endoplasma von Stylonychia mytilus und pustulata, Paramaecium aurelia und Amoeba diffluens roth werden und weiterhin bleiben. — Unter den festen Substanzen, die zusammen oft wohl kaum 10—20 % des Gesammt-Gewichtes ausmachen, bilden ohne Zweifel Eiweisskörper weitaus die Hauptmasse, wie allgemein im Protoplasma. Und zwar scheinen stets verschiedene Eiweisskörper nachweisbar zu sein, unter denen wenigstens einer schon bei niedriger Temperatur (meist unter 50°) gerinnt. Ausserdem fehlen wohl nie Kohlenhydrate (in den Plasmodien von Aethalium kommt eine glycogenartige Substanz in grosser Menge vor [3]), Fett, anorganische Stoffe, namentlich Kaliverbindungen. Lecithin scheint gleichfalls häufig vorzukommen. In den Plasmodien von Aethal. septicum findet sich ein peptisches Enzym.[4]

## III. Die spontanen Bewegungen des Protoplasma.

Infolge der im Eingang angedeuteten Eigenthümlichkeiten zeigen die Protoplasmabewegungen im Allgemeinen eine grosse Verschiedenheit und Veränderlichkeit der Erscheinungsweise, derart dass es nicht möglich ist eine kurze auf alle Fälle passende Beschreibung zu geben. Man kann jedoch gewisse Typen unterscheiden, auf deren Schilderung die Darstellung sich beschränken darf unter Hinweis auf die Thatsache, dass dieselben durch zahlreiche Zwischenformen miteinander verbunden sind.

---

1 Th. W. Engelmann, Ueber die Flimmerbewegung. Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturw. IV. S. 469, Anm. 1868.

2 Briefl. Mittheil. von de Bary; C. F. W. Krukenberg, Unters. d. physiol. Instit. d. Univ. Heidelberg II. S. 273. 1878.

3 Briefl. Mittheil. von W. Kühne.

4 Krukenberg, a. a. O.

### *1. Bewegungen nackter Protoplasmen.*

Hier kann man drei Haupttypen unterscheiden, die als amöboide Bewegung, Fädchenströmung und Glitschbewegung bezeichnet werden mögen.

Die amöboide Bewegung äussert sich im Aussenden und Einziehen glatter, rundlicher, konischer oder hautartiger, anfangs meist hyaliner Fortsätze, in welche körnige Masse aus dem Innern ein- und auszuströmen pflegt.[1] Die Fortsätze können unverästelt bleiben, oder sich verzweigen, auch Netze bilden.

Im einfachsten hierhergehörigen Falle sieht man nur langsame, unbedeutende Schwankungen der äusseren Form der Masse, die dabei ihren Ort nicht ändert. So bei den Eizellen vieler Wirbelthiere vor der Befruchtung. Verwickelter schon sind die Erscheinungen, wie sie die Amöben, Myxamöben, Arcellen, Difflugien, viele Moneren, manche thierische Eizellen (Hydra, Spongien), die weissen Blutkörper der meisten Thiere, Eiterzellen, wandernde Zellen im Bindegewebe und manchen Epithelien (Froschhornhaut) u. a. zeigen. Hier kommt es zu umfangreichen, oft sehr lebhaften Strömungen in dem meist körnerreichen Inneren und zu beständigem Formwechsel durch Entstehen und Vergehen mannichfach gestalteter, aber fast stets unverschmolzen bleibender Ausläufer. Indem die Ausläufer sich an feste Körper heften, können sie durch ihre Verkürzung das übrige Protoplasma nach sich ziehen und so Ortsbewegungen veranlassen. Die Geschwindigkeit der letzteren variirt mit Art und Umständen, bleibt aber immer nur mikroskopisch. Werthe von $^1/_2$ mm. in der Minute, wie sie von Amöben mitunter erreicht werden, gehören schon zu den Seltenheiten. — Die Kraft der amöboiden Bewegungen muss ganz erhebliche Werthe erreichen können. Die Wanderzellen der Froschhornhaut bewegen sich beispielsweise zwischen den Fibrillen und Lamellen, andere zwischen den Epithelzellen hindurch, die sie dabei auseinanderschieben müssen.

Fig. 1 (s. die folgende Seite) zeigt in *a* bis *p* verschiedene Formen, welche ein und dasselbe farblose Blutkörperchen vom Frosch im Laufe einer Reihe von Minuten nach einander annahm. Näheres s. unten S. 357.

Am mannichfachsten und — wegen der grossen Dimensionen der Protoplasmamassen und der meist sehr grossen (mitunter schon makroskopischen) Geschwindigkeit der Bewegung — für die Untersuchung am zugänglichsten erscheint die amöboide Bewegung bei

[1] Zuerst näher und bereits sehr treffend beschrieben von O. FR. MÜLLER, Animalcula infusoria etc. p. 10. 1786.

den Plasmodien der Myxomyceten. Hier kommt es durch Verschmelzung der Ausläufer gewöhnlich zur Bildung von Protoplasmanetzen, welche mitunter Flächen von mehreren Quadratcentimetern bedecken.

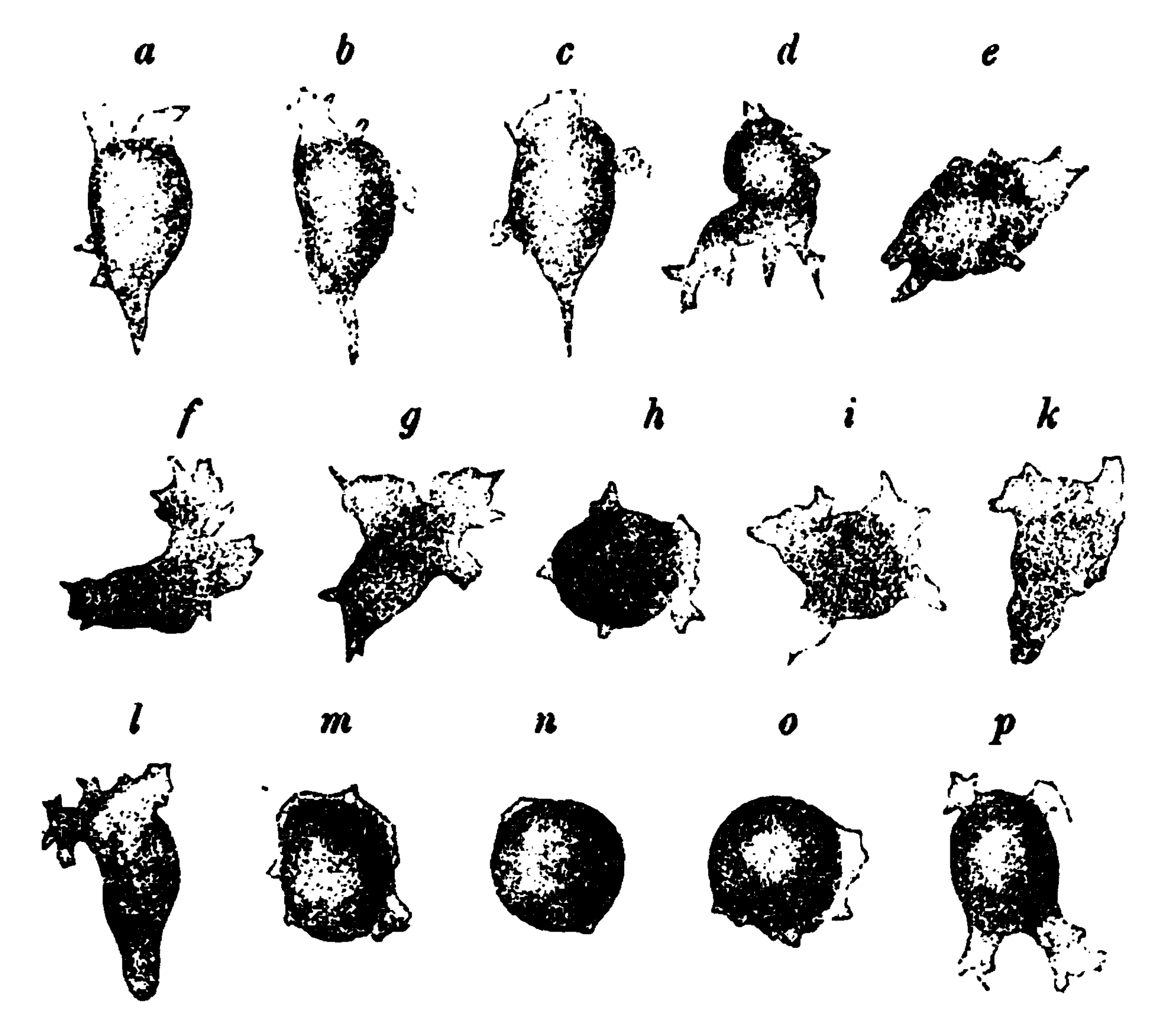



Fig. 1. Ein farbloses Blutkörperchen vom Frosch unter dem Einfluss steigender (bis *m*) und wieder abnehmender Temperatur.

A. de Bary [1] schildert die Bewegungen folgendermassen: „Sie sind von zweierlei Art. Erstlich sieht man an jedem einigermassen durchsichtigen Plasmodium einen grossen Theil der Körner in lebhafter Strömung begriffen. In jedem der fadenförmigen Aeste geht immer nur ein Strom der Länge des Astes nach; an den Verzweigungsstellen theilt sich derselbe häufig den Zweigen entsprechend, oder die der letzteren fliessen alle in den Hauptstrom ein; nicht selten setzt sich aber auch die Strömung nur in einen Seitenzweig fort, während in anderen entgegengesetzte oder keine Bewegung herrscht. In den glatten hautartigen Ausbreitungen laufen meistens zahlreiche verzweigte Ströme, entweder nach der gleichen oder nach verschiedenen Richtungen und nicht selten gehen entgegengesetzte Strömungen dicht neben einander her."

„Die peripherische Substanz, inmitten welcher die Körnerströme laufen, zeigt eine von diesen grossentheils anscheinend unabhängige Bewegung, welche in einer langsam fliessenden oder undulirenden Umrissänderung und wechselndem Austreiben und Wiedereinziehen kleiner Zweiglein und Fortsätze besteht." „Die Körner sind bei allen diesen Bewegungen oft ganz unbetheiligt; oft treten sie aber auch in grösserer oder geringerer Zahl in die kleinen Tentakelzweige ein." „Die Lebhaftigkeit der peripherischen Bewegungen ist sehr verschieden, oft bemerkt man auch

---

[1] A. de Bary, Die Mycetozoen. 2. Aufl. S. 43 f. Leipzig 1864.

bei anhaltender Beobachtung nur sehr unbedeutende Umrissänderungen, und insonderheit sehen die flachen Ausbreitungen oft aus wie eine vollkommen ruhende, von bewegungslosen Körnchen durchsäete Platte, welche von den Strömen durchzogen wird."

„Ganz besonders in dem letzteren Falle hat es oft den Anschein, als sei das Plasmodium aus zweierlei ganz verschiedenen Substanzen zusammengesetzt, einer strömenden körnerreichen Flüssigkeit und einer zähen langsam fliessenden; und als bewegte sich jene innerhalb der letzteren in besonderen festwandigen Canälen. Allein man sieht nicht selten an durchsichtigen Plasmodiumtheilen neue Strömchen entstehen, indem die Körner eines ruhenden Stückes sich plötzlich gegen einen Hauptstrom hin in Bewegung setzen, und andere aufhören und vollständig alle Eigenschaften der strömungsfreien Partieen annehmen. Die ruhenden Körner am Rande eines stärkeren Stromes können plötzlich in eine dem Strome folgende Bewegung gerathen und jede scharfe Grenze zwischen strömenmendem und ruhendem Theile verschwinden." (S. 45.)

„Beobachtet man Ströme, welche aus Zweigenden zurücklaufen, so fallen zweierlei Erscheinungen auf. Entweder werden die Enden stark eingezogen, befinden sich unverkennbar in einem Zustande energischer Contraktion und die Strömung ist den Enden zunächst am lebhaftesten und nimmt in centrifugaler Richtung" (nach dem Ziel zu) „an Schnelligkeit ab. Oder die Enden aus denen der Strom zurückläuft, sinken langsam zusammen und die Geschwindigkeit des Stromes nimmt in centrifugaler Richtung stetig zu."

„Wo ein lebhafter Strom in die Zweigenden geht und diese rapid anschwellen und neue Zweige treiben lässt, sieht es aus als werde die Körnermasse mit Gewalt in die Enden eingepresst. Sucht man nach dem Sitze der treibenden Kraft, indem man den Strom gegen seine Ursprungsstelle verfolgt, so findet man gerade in den exquisiten Fällen nirgends eine Umrissänderung, welche eine der Stromstärke irgend entsprechende Contraktion der Theile von denen der Strom herkommt anzeigt; dagegen ist es meist sehr deutlich, dass die in den Zweigenden laufenden Ströme in centrifugaler Richtung an Geschwindigkeit zunehmen." (S. 47 und 48.) Nach Hofmeister[1] pflegt die Körnerströmung der Myxomyceten an ihrem Ziele zu beginnen und rückwärts um sich zu greifen, was auch für viele andere Fälle amöboider Bewegung sich bestätigen lässt und theoretisch wichtig ist.

Die Fädchenströmung findet sich bei fast allen Rhizopoden, bei den Heliozoen und Radiolarien, und bei einigen Moneren. Es entspringen hier aus dem Protoplasmaleib dünne und lange Protoplasmafäden, sog. Pseudopodien, Wurzelfüsse, meist in grosser Zahl, an deren Oberfläche feine Körnchen in meist lebhaft strömender Bewegung sind. Die Fäden selbst zeigen oft zeitweis gar keine, zu anderen Zeiten langsame Formveränderungen, die in gleichmässiger Verlängerung oder Verkürzung, in Varikositätenbildung, auch wohl

1 W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 17. Leipzig 1867.

in Krümmungen und Knickungen, und Verästelung bestehen. Sie können ganz in die contraktile Leibesmasse eingezogen werden. Wo sie sich berühren, verschmelzen sie sehr leicht unter „Schwimmhautbildung“.

Das charakteristische Phänomen der Körnchenbewegung wird von MAX SCHULTZE[1] folgendermassen geschildert: „Es ist ein Gleiten, ein Fliessen der in die Fadensubstanz eingebetteten Körnchen. Mit grösserer oder geringerer Schnelligkeit ziehen sie in dem Faden entweder dem peripherischen Ende desselben zu oder in der umgekehrten Richtung, oft sogar selbst an den dünnsten Fäden in beiden Richtungen zugleich. Körnchen, die sich begegnen, ziehen entweder einfach aneinander vorbei oder bewegen sich umeinander, bis nach einer kleinen Pause beide ihre ursprüngliche Richtung fortsetzen oder eins das andere mit sich nimmt. Wie auf einer breiten Strasse die Spaziergänger, so wimmeln an einem breiteren Faden die Körnchen durcheinander, wenn auch manchmal stockend und zitternd, doch immer eine bestimmte der Längsrichtung des Fadens entsprechende Richtung verfolgend. Oft stehen sie mitten in ihrem Laufe still, und kehren dann um, die meisten (? E.) jedoch gelangen bis zum äussersten Ende der Fäden und wechseln hier erst ihre Richtung. Nicht alle Körnchen eines Fadens bewegen sich mit gleicher Schnelligkeit, so dass oft eins das andere überholt, ein schnelleres das langsamere zu grösserer Eile treibt oder an dem langsameren in seiner Bewegung stockt. Wo mehrere Fäden zusammenstossen, sieht man die Körnchen von einem auf den anderen übergehen. An solchen Stellen befinden sich oft breitere Platten, welche aus einer stärkeren Anhäufung der Fadensubstanz hervorgegangen sind, und aus welchen dann wie selb-

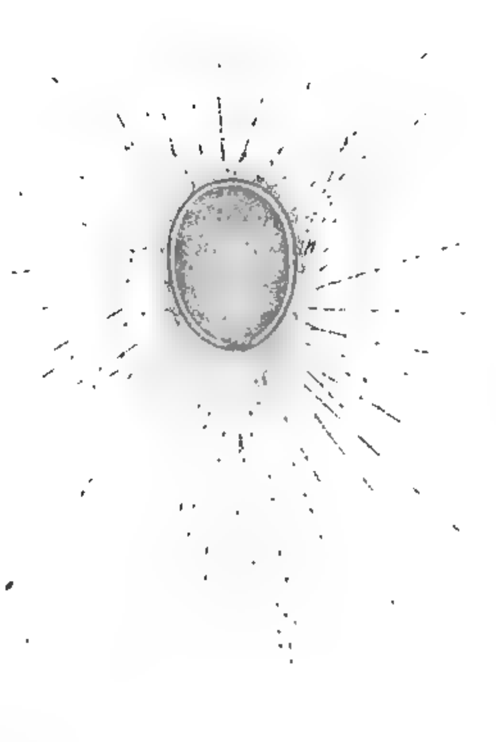


Fig. 2.

1 M. SCHULTZE, Das Protoplasma u. s. w S. 11.

ständige Fortsätze weitere Fäden sich entwickeln, oder in welche bereits bestehende wie eingeschmolzen werden. Viele Körnchen laufen offenbar ganz an der äussersten Oberfläche der Fäden, über welche man sie deutlich hervorragen sieht. Vielleicht haben alle diese oberflächliche Lage. Ausser den kleinen Körnchen sieht man oft grössere Substanzklümpchen wie spindelförmige Anschwellungen oder seitliche Auftreibungen eines Fadens in ähnlicher Bewegung wie die Körnchen. Selbst fremde Körper, welche der Fadensubstanz anhaften und in sie aufgenommen worden, schliessen sich dieser Bewegung an."

Die grösste bisher beobachtete Geschwindigkeit einzelner Körnchen (Schultze bei Miliola) mass 0,02 mm. in der Sekunde. Meist ist sie erheblich geringer. Aeusserst träge z. B. beim Sonnenthierchen.

Glitschbewegung.[1] Das Eigenthümliche dieses Falles ist, dass an der Aussenfläche fester Zellhüllen äusserst dünne körnchenfreie Protoplasmaschichten hinziehen, mittelst derer der Gesammtkörper sich auf fester Unterlage gleitend oder kriechend fortbewegen, bezüglich feste Körper die an ihm kleben bleiben, längs seiner Oberfläche verschieben kann. Die Richtung der Bewegung ist meist gerade aus (Diatomeen) oder spiralig (Oscillarien), bald vor- bald rückwärts. Die Geschwindigkeit überschreitet wohl kaum jemals 0,04 mm. in der Sekunde. Sie ändert sich selbst beim nämlichen Individuum fast beständig. Die Kraft muss offenbar hohe Werthe erreichen können. Diesen Bewegungstypus zeigen die meisten Bacillarien (Schiffchenbewegung der Diatomeen) und Oscillarien, sowie Jugendzustände der Nostocaceen und Rivularien.

Das Protoplasma an der Oberfläche der genannten Organismen ist während des Lebens, wie es scheint, niemals sichtbar, wegen zu geringer Dicke und zu schwachem Lichtbrechungsvermögen. Seine Anwesenheit wurde früher nur aus den Bewegungserscheinungen erschlossen.[2] Es lässt sich jedoch durch coagulirend wirkende Mittel in manchen Fällen sichtbar machen.[3]

### *2. Von fester Hülle begrenztes Protoplasma.*

Dieser Fall ist hauptsächlich bei den Pflanzenzellen realisirt. Man kann mit den Botanikern zwei Haupttypen unterscheiden: Cirkulation und Rotation.

Cirkulation. Hier ziehen von dem die Hülle innen auskleiden-

---

1 Manche Botaniker wenden diesen Ausdruck nach dem Vorgange Naegeli's zur Bezeichnung der Körnchenströmung an der Oberfläche von Protoplasmafäden an.

2 Max Schultze, Ueber die Bewegungen d. Diatomeen. Arch. f. microscop. Anat. I. S. 376—402. Taf. XXIII. 1865.

3 Th. W. Engelmann, Ueber die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen. Arch. f. d. ges. Physiol. XIX. S. 8. 1878.

denden contraktilen Protoplasmabelag Fäden von veränderlicher Zahl und beständig wechselnder Lage, Form und Dimension durch den mit Flüssigkeit gefüllten Zellraum. Richtung und Geschwindigkeit der Bewegung sind im Allgemeinen unbeständig, oft an unmittelbar benachbarten Stellen durchaus verschieden. Die Fäden können sich theilen, unter Schwimmhautbildung verschmelzen und zeigen gewöhnlich Körnchenströmung, verhalten sich überhaupt wesentlich wie die Pseudopodien der Rhizopoden, weshalb auf die dort gegebene Beschreibung verwiesen werden darf.

Dieser Typus kommt bei zahllosen Pflanzenzellen vor, namentlich schön ausgebildet in Pflanzenhaaren (Cucurbita, Staubfädenhaare von Tradescantia u. a.). Ferner bei Noctiluca, Dicyema (Entodermzelle), an den knorpelartigen Zellen von Medusententakeln und von den Kiemenfäden von Branchiomma, in Enchondromzellen u. s. f.

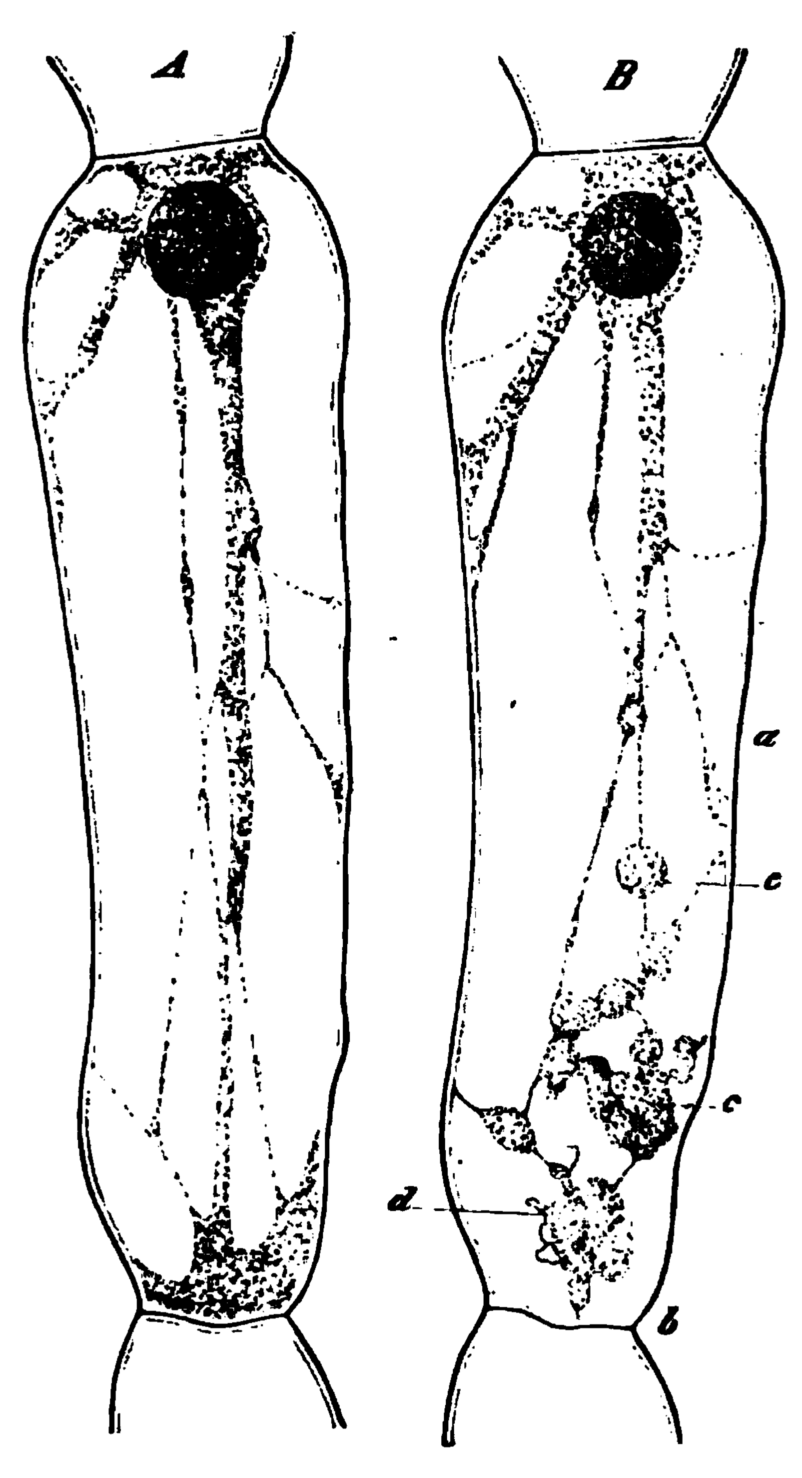


Fig. 3. Tradescantiazelle (nach Kühne). *A* frisch in Wasser. *B* dieselbe Zelle nach mässiger lokaler elektrischer Reizung. Das Gebiet des gereizten Protoplasma erstreckt sich von *a*—*b*..*c* zu Klumpen und Keulen contrahirtes Protoplasma.

Rotation. Das einen Wandbelag bildende Protoplasma rotirt (mit Ausnahme der äussersten Schicht) wie eine zusammenhängende Masse im Allgemeinen in constanten Bahnen und mit gleichförmiger Geschwindigkeit um das Zellinnere. Die Bewegung erfolgt stets nahezu parallel dem grössten Umfang der Zelle. Einschlüsse wie der Zellkern, Chlorophyllkörner, Krystalle, rotiren mit, häufig ohne erhebliche Aenderung ihrer relativen Lage.

Die bekanntesten Beispiele dieser Bewegungsform liefern die Zellen der Characeen, die Blattzellen von Vallisneria spiralis und Ceratophyllum submersum, und die Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae. Es gehört hierher auch die Rotation des Endoplasma

von Paramaecium bursaria und aurelia, und einiger anderer Infusorien (Vorticellinen z. B.).

## IV. Allgemeine Bedingungen der spontanen Protoplasmabewegungen.[1]

### *1. Temperatur.*

Für jedes contraktile Protoplasma giebt es eine untere und eine obere Temperatur, bei welcher seine spontanen Bewegungen unter allen Umständen sofort aufhören. Das Minimum liegt meist nahe bei 0°, das Maximum gewöhnlich um 40° herum. Innerhalb des von beiden Temperaturen eingeschlossenen Gebietes der manifesten Contraktilität wächst im Allgemeinen die Geschwindigkeit der Bewegung mit der Temperatur und zwar pflegt in jedem besonderen Falle einem bestimmten constanten Wärmegrad auch eine bestimmte, constante Geschwindigkeit zu entsprechen. Doch gilt dies nicht mehr, wenn kurz zuvor eine schnelle und umfangreiche Temperaturschwankung stattfand. Eine solche wirkt wie ein mechanischer oder electrischer Reiz und wird weiter unten Besprechung finden. Für gleiche Temperaturzuwüchse scheinen die Geschwindigkeitszuwüchse in manchen Fällen um so grösser auszufallen, je höher die absoluten Temperaturen.

NAEGELI[2] sah in einer Endzelle von Nitella syncarpa, die unterm Mikroskop ganz allmählich erwärmt ward, einen Weg von 0,1 mm. von der oberflächlichen Strömung zurückgelegt bei 1° C. in 60 Sec., bei 5° in 24″, 10° in 8″, 20° in 3,6″, 31° in 1,5″, 37° in 0,6″. SCHULTZE[3] konnte dagegen die, bei gewöhnlicher Temperatur freilich bereits sehr grosse — bis 0,02 mm. in der Sekunde betragende — Geschwindigkeit der Körnchenbewegung von Miliola durch weitere Erwärmung nicht wesentlich mehr beschleunigen.

Es giebt in jedem Falle eine gewisse obere Temperatur, bei welcher die Bewegung bei scheinbar unbeschränkter Dauer ein Maximum der Geschwindigkeit erreicht. Dieses Temperaturoptimum liegt gewöhnlich mehrere Grade unterhalb des Maximum. Steigt die Temperatur über das Optimum hinaus, so pflegt zwar die Bewegung zunächst noch lebhafter zu werden, sie erlischt jedoch nach einiger Zeit, meist nach vorausgehender Verzögerung, und zwar

---

1 Wichtigste Literatur: DUTROCHET, Compt. rend. II. p. 775—784. 1837. (Chara); MAX SCHULTZE, Das Protoplasma der Rhizopoden u. s. w. 1863; W. KÜHNE, Unters. über das Protoplasma u. s. w. 1864.

2 C. NAEGELI, Beiträge zur wissensch. Botanik. 2. Heft. S. 77. Leipzig 1860.

3 MAX SCHULTZE, Das Protoplasma u. s. w. S. 47.

um so früher je näher die herrschende Temperatur dem Maximum liegt. Bei Erreichung dieses letzteren erlischt sie momentan. Das Protoplasma befindet sich dann in einem Zustand von Scheintod oder Starre — vorübergehende Wärmestarre, Wärmetetanus — in dem es dauernd, wie bei anhaltender starker künstlicher Reizung, auf die kleinste Oberfläche zusammengezogen ist und aus dem es nur durch Abkühlung befreit, d. h. zur Wiederaufnahme seiner Bewegungen veranlasst werden kann. Die optischen Eigenschaften des Protoplasma pflegen in diesem Zustand nicht merklich verändert zu sein.

Nackte Protoplasmamassen von mikroskopischer Kleinheit, wie Amöben, farblose Blutkörper, werden bei allmählicher Erwärmung aufs Maximum kuglig. Protoplasmafäden von Rhizopoden, Pflanzenzellen u. s. w. werden anfangs meist varikös und ziehen sich schliesslich in die Hauptmasse des Protoplasma zurück. Fig. 4 stellt die verschiedenen Formen

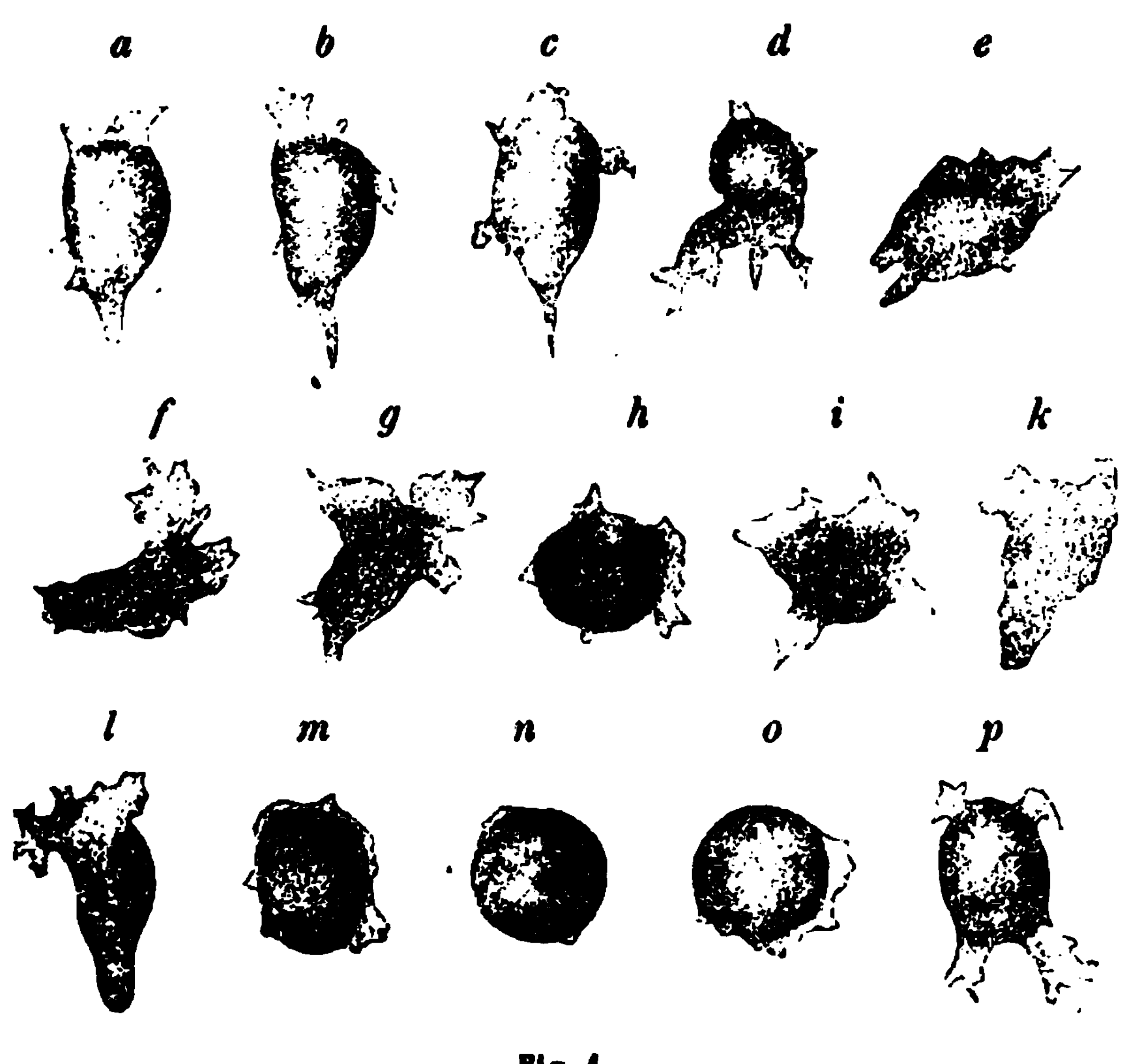



Fig. 4.

dar, welche ein farbloses Froschblutkörperchen unter dem Einfluss steigender Erwärmung und Wiederabkühlung von 5 zu 5 Minuten angenommen hatte. Von *a* bis *c* war die Temperatur 12° C. Dementsprechend änderte sich die Form nur wenig. Bei *c* ward das Mikroskop mit dem in der feuchten Kammer befindlichen Präparat in den mit Wasser von 50° C. gefüllten Sachs'schen Wärmekasten gesetzt. Schon nach wenigen Minuten sind die Bewegungen merklich lebhafter geworden, die Zelle kriecht vorwärts, mit bis *l* immer wachsender Geschwindigkeit; *m* Beginn, *n* völ-

lige Ausbildung der vorübergehenden Wärmestarre. Von *n* an befindet sich das Präparat wieder ausserhalb des Wärmekastens in gewöhnlicher Temperatur (12°): *o* Wiederbeginn der Formveränderungen die bei *p* bereits recht lebhaft sind.

Ueberschreitet die Temperatur das Maximum, so stirbt bei einem gewissen Wärmegrad, der als **Ultramaximum** bezeichnet werden mag, das Protoplasma momentan unter Trübung und Schrumpfung durch Gerinnung von Eiweiss, häufig auch unter Auftreten von Vakuolen. Dieser **Wärmetod**, oder die **bleibende Wärmestarre** stellt sich auch bei längerer Erwärmung auf etwas niedrigere Temperaturen allmählich ein. Abkühlung ändert dann natürlich nichts mehr.

Süsswasseramöben die nach 1 Minute langer Erwärmung auf 35° nur vorübergehende Starre zeigten, fand KÜHNE[1] nach 15 Minuten langer Einwirkung derselben Temperatur vollständig geronnen und dauernd unbeweglich. — Nach kurzer Erwärmung der Amöben auf 40° stellten dieselben „eine kugelförmige, scharf und doppelt contourirte Blase dar, welche einen grossen trüben, im durchfallenden Lichte bräunlich aussehenden Klumpen einschloss, der in der Regel mit einer Seite der Peripherie fest anhaftete und den kugligen Raum zu etwa drei Viertheilen anfüllte. Der übrige Raum war mit einer durchsichtigen klaren Flüssigkeit angefüllt, in welcher kleine Körnchen in lebhafter Molekularbewegung umher wimmelten.“ Versenkte KÜHNE solche Individuen später in Wasser von 45°, so hörte die Molekularbewegung in dem vorher klaren Theil der Blase auf und es bildete sich auch hier ein festes Coagulum.[2]

Bei sehr plötzlichem Eintritt der Wärmestarre hat das Protoplasma mitunter keine Zeit seine Form zu verändern. So sah M. SCHULTZE[3] z. B. die Protoplasmafäden von Miliola bei schneller Erwärmung auf wenigstens 45° in der Lage erstarren, in welcher sie sich gerade befanden. Aehnlich bei Tradescantia.

Ueber die Werthe des Maximum und Ultramaximum bei verschiedenen Arten contraktilen Protoplasmas giebt folgende Tabelle einigen Aufschluss. Es betrug

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| bei Didymium serpula | das | Maximum | ca. 30° C., | das | Ultramax. | ca. | 35° C.[4] |
| „ Aethalium septicum | „ | „ | „ 39° C., | „ | „ | „ | 40° C.[5] |
| „ Actinosphaer. Eichhorni | „ | „ | „ 38° C., | „ | „ | „ | 43° C.[6] |
| „ Miliola | „ | „ | „ 38° C., | „ | „ | „ | 43—48° C.[7] |
| „ Urtica urens | „ | „ | „ 44° C., | „ | „ | „ | 47—48° C.[8] |
| „ Tradescantia virginica | „ | „ | „ 46° C., | „ | „ | „ | 47—48° C.[9] |

1 W. KÜHNE, Untersuchungen über das Protoplasma u. s. w. S. 43.
2 Ibid. S. 44—45.
3 M. SCHULTZE, Das Protoplasma u. s. w. S. 22.
4 KÜHNE, Unters. S. 87. 5 Ibid.
6 SCHULTZE, Protopl. S. 34. 7 Ibid. S. 38. 8 Ibid. S. 45. 9 Ibid. S. 48.

bei Vallisneria spiralis das Maximum ca. 40° C., das Ultramaximum ca. 47—48° C.[1]
„ Nitella syncarpa „ „ „ 37° C., „ „ „ —[2]
„ Chara flexilis „ „ „ — „ „ „ 45° C.[3]

Sinkt die Temperatur allmählich bis zum Minimum, so erlöschen die spontanen Bewegungen, nachdem sie zuvor immer langsamer geworden sind. Dabei tritt gewöhnlich eine Vereinfachung der Form ein, indem etwa vorhandene Ausläufer oder Verzweigungen sich langsam zurückbilden und neue nicht mehr entwickelt werden. Doch bleibt auch unter Umständen, wie Kühne bei Amoeba diffluens (a. a. O. S. 46) und Actinosphaerium (S. 68) sah, die zusammengesetzte Form bestehen. Optische Aenderungen pflegen den Eintritt dieser Kältestarre nicht zu begleiten. Doch sah Hofmeister[4] bei Cucurbita das Protoplasma nach längerem Verweilen auf 0° zu einem durch zahlreiche Vakuolen schaumigen Wandbelag geworden. Künstliche Reizbarkeit kann noch bestehen (s. unten) und Steigerung der Temperatur über das Minimum ruft die Bewegungen wieder hervor.

Es scheint, dass das contraktile Protoplasma die Temperatur des Minimum, ja noch viel tiefere, eine fast unbegrenzte Zeit ohne bleibenden Nachtheil ertragen kann. Eine untere Temperaturgrenze (Ultraminimum), bei welcher unvermeidlich Tod erfolgte, ist nicht nachgewiesen. Selbst nach dem Gefrieren zu Eis kann das — wieder aufgethaute — Protoplasma unter Umständen seine spontanen Contraktionen wieder aufnehmen. Und hierbei scheint es nicht einmal immer nöthig, dass das Aufthauen sehr langsam erfolge, ein Umstand, der sonst bekanntlich für die Wiederbelebung wasserreicher organisirter Substanzen sehr wesentlich zu sein pflegt.

Kühne[5] liess Staubfadenhaare von Tradescantia ohne Wasserzusatz rasch gegen die Wände eines auf —14° abgekühlten dünnen Platinatiegels anfrieren. Länger als 5 Minuten konnten sie in dieser Temperatur verweilen ohne getödtet zu werden. Herausgenommen und rasch in Wasser untersucht, zeigte sich von dem Protoplasmanetz keine Spur mehr „sondern der violette Binnenraum der Zelle enthielt neben dem nackten Kerne eine grosse Zahl gesonderter runder Tropfen und Klümpchen". Wenige Sekunden später fingen diese an sich äusserst lebhaft amöboid zu bewegen. Nach wenigen Minuten begannen sie zu einzelnen grösseren Tropfen zusammenzufliessen und indem diese sich wieder mit anderen Gruppen vereinigten, stellte sich in etwa 10 Minuten das ursprüngliche Protoplasmanetz wieder her, das auch nach 24 Stunden noch lebhaft strö-

1 Jürgensen, Stud. d. physiol. Instit. I. S. 104. Breslau 1861; Schultze, a. a. O. S. 48.
2 Naegeli, Beitr. z. wissensch. Bot. II. S. 77.
3 Dutrochet, Compt. rend. 1837. II. S. 775.
4 W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 55.
5 W. Kühne, Unters. über das Protoplasma u. s. w. S. 100 f.

mend gefunden wurde. Hofmeister[1] hat diese Beobachtungen im Wesentlichen bestätigt.

### 2. *Wassergehalt.*

In Bezug hierauf gilt Aehnliches wie rücksichtlich der Temperatur. Es giebt für jedes Protoplasma ein Minimum und ein Maximum des Gehaltes an Imbibitionswasser, bei welchem die spontanen Bewegungen aufhören. Nähere Bestimmungen fehlen, doch mag durchschnittlich das Minimum bis unter 60%, das Maximum bis über 90% liegen können. Innerhalb des von beiden eingeschlossenen Gebietes wächst im Allgemeinen unter entsprechender Zunahme des Volums und Abnahme des Lichtbrechungscoëfficienten die Lebhaftigkeit der Bewegungen mit dem Wassergehalt. Schnelle Concentrationsänderungen des Mediums, die rasche Quellung bezüglich Schrumpfung veranlassen, können wie Reize wirken, worüber unten Näheres. — Ein Optimum des Wassergehaltes ist in jedem Falle nachweisbar.

Mit allmählicher Annäherung an das Maximum vereinfacht sich die Form des Protoplasma möglichst (Kugligwerden, Varikositätenbildung u. s. w.). Wasserentziehung durch indifferente Substanzen (verdünnte Lösungen von Zucker, Kochsalz u. dgl.) ruft die Bewegungen oft nach minutenlanger Dauer der „Wasserstarre" zurück. Bei länger anhaltender Behandlung mit destillirtem Wasser stirbt das Protoplasma. — Die Erscheinungen sind dabei nicht immer dieselben. Das Protoplasma kann Vakuolen bilden und zerfliessen, oder es treten zunächst Gerinnungen ein, wo dann selbst die dem nicht contrahirten Zustande entsprechende Form noch längere Zeit erhalten bleiben kann.[2]

Wasserentziehung durch indifferente Lösungen oder Verdunsten führt ebenfalls zu einer vorübergehenden oder dauernden Starre (Trockenstarre). In Pflanzenzellen zieht sich dabei, wie Al. Braun[3] bei Chara entdeckte, das Protoplasma häufig zunächst als ein zusammenhängender Sack von der Zellwand zurück, wonach die Bewegungen noch lange fortdauern können. Bei nackten Protoplasmen (Amöben, Myxomyceten) besetzt sich der unter Einwirkung ein- bis zweiprocentiger Kochsalzlösung geschrumpfte Leib häufig mit einer grossen Zahl ganz feiner, spitzer, hyaliner, wimperartiger Fortsätze. Nach Verdünnung mit Wasser kehrt der anfängliche Zustand

1 W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 54.

2 Nähere Angaben s. bei M. Schultze, Das Protoplasma u. s. w. S. 21 (Miliola), S. 42 (Tradescantia) und bei Hofmeister, Pflanzenzelle S. 53 (Hydrocharis).

3 Al. Braun, Monatsber. d. Berliner Acad. 1852. S. 225. Weiteres bei Hofmeister, a. a. O. S. 52 f.

zurück.[1] — An der Luft bei gewöhnlicher Temperatur völlig getrocknetes und infolge davon starres Protoplasma kann unter Umständen nach Wasserzusatz wieder aufleben und zwar noch nach Jahren. Sicher gilt das z. B. von enkystirten Amöben und Infusorien. Aber auch bei nackten Plasmodien wird es beobachtet, wie dasselbe ja auch für viele andere und darunter sehr hoch organisirte Wesen bewiesen ist.

Wichtig ist, dass bei äusserst langsamer Steigerung der Concentration manches (ob alles?) Protoplasma sich an Lösungen accommodiren kann, die bei schneller Einwirkung hemmend, ja sofort zerstörend wirken würden. Dabei scheint denn auch keine entsprechend starke Schrumpfung stattzufinden.

In Seewasser, welches ich seit mehr als einem Jahre bewahre und dessen Salzgehalt durch allmähliche Verdunstung bereits auf über 10 % gestiegen ist, leben noch immer, anscheinend behaglich, zahlreiche Protozoen, neben Würmern, Arthropoden, Diatomeen, grünen Algen u. s. w.[2] Süsswasseramöben konnte CZERNY[3] im Laufe mehrerer Wochen bis an 4 % Kochsalz gewöhnen, was auch mir gelang. Bei plötzlicher Einwirkung verwandeln Kochsalzlösungen von 10 % nach KÜHNE[4] Süsswasseramöben „sogleich in Kugeln, welche schnell zerplatzen und ein Netz von feinen schleimigen Fäden ausstossen, während der Rest zu gröberen und feineren Bröckeln zergeht, die unter lebhafter Molekularbewegung auseinanderfahren“. Aehnlich verhalten sich Seewasseramöben.

### 3. *Sauerstoff.*

In völlig sauerstofffreiem Medium können die spontanen Protoplasmabewegungen unzweifelhaft fortdauern, jedoch nur kurze Zeit — höchstens einige Stunden. Der allmählich eintretende Stillstand kann anfangs immer durch O-Zufuhr — und zwar nur durch diese — wieder aufgehoben werden. In Bezug auf die Abhängigkeit der Energie der Bewegungen von der Grösse der O-Spannung im umringenden Medium kann soviel mit Sicherheit gesagt werden, dass die Bewegung in manchen (ob allen?) Fällen schon bei sehr geringem

---

1 KÜHNE, Untersuchungen u. s. w. S. 48 u. 82 f.; vgl. auch DE BARY, Die Mycetozoen. 2. Aufl. S. 46. Taf. II. Fig. 16. III. Fig. 11 u. 12; HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 24. Fig. 8; V. CZERNY, Einige Beob. über Amöben. Arch. f. microscop. Anat. V. S. 159. 1869; STRASBURGER, Studien über das Protoplasma. Jenaische Ztschr. f. Naturwissensch. X. S. 407. Jena 1876. Die wimperartigen Fortsätze entstehen nach mehreren dieser Beobachter auch ohne nachweisbare Concentrationsänderungen des umgebenden Mediums häufig beim Einschrumpfen eines Ausläufers, was ich bestätigen kann.

2 Vgl. auch DUTROCHET, Compt. rend. 1837. II. S. 781 u. 782.

3 V. CZERNY, Arch. f. microscop. Anat. V. S. 158 f. 1869.

4 KÜHNE, Unters. über das Protoplasma u. s. w. S. 48; vgl. auch CZERNY, a. a. O.

und weit unter dem normalen bleibenden Druck eine dauernd maximale ist. Bei sehr hohem O-Druck (3—6 Atmosphären) nimmt sie ab, um sich bei verminderter Spannung wieder zu beschleunigen.

Offenbar bindet das lebendige Protoplasma den Sauerstoff der Umgebung chemisch und wird die so entstandene feste Sauerstoffverbindung, von der unter normalen Verhältnissen in jedem Protoplasmakörper ein gewisser Vorrath angenommen werden muss, während der Bewegungen beständig zerstört, vermuthlich unter Abspaltung von Kohlensäure.

Schon CORTI sah die Strömung in den Zellen von Chara bei Abschluss der Luft durch Olivenöl, sowie nach längerem Verweilen unter dem möglichst entleerten Recipienten der Luftpumpe stillstehen. HOFMEISTER[1] beobachtete bei Nitella in Olivenöl nach 5 Minuten, im sehr luftverdünnten Raum nach 13 Minuten Stockung. Im ersteren Falle war 30 Minuten, im zweiten 22 Minuten nach Wiedereintritt von Luft die Bewegung wieder im Gange. KÜHNE[2] verdrängte die atmosphärische Luft durch gereinigten Wasserstoff. Süsswasseramöben lagen nach mehr als 24 Minuten langem Durchleiten des Gases völlig regungslos am Boden des Tropfens. (Sie reagirten in diesem Zustand auf Induktionsschläge wie frische Individuen, doch mussten die Reize bedeutend stärker sein.) Innerhalb 75 Minuten nach Luftzutritt waren die spontanen Bewegungen wieder im Gange. — Plasmodien von Myxomyceten, ebenso das Protoplasma von Tradescantiahaaren zeigten erst nach mehrstündigem Ueberleiten von H keine Bewegungen mehr, die aber schon wenige Minuten nach Luftzutritt wieder in vollem Gang waren. Noch nach 24-stündigem Wasserstoffstillstand war Wiederbelebung von Plasmodien durch Luft möglich. — Contraktile Zellen aus den Lymphsäcken des Frosches fand ich erst nach zweistündigem Durchleiten von reinstem H durch die hermetisch schliessende feuchte Kammer bewegungslos, dabei meist kuglig. Ebenso Süsswasseramöben. Ein Tropfen Hämoglobinlösung zeigte unter gleichen Bedingungen schon nach 10 Minuten im Mikrospektralapparat nichts mehr von den beiden, vorher sehr deutlichen Absorptionsbändern des O-Hgb. — Bei sehr langem Aufenthalt in reinem H stirbt das Protoplasma schliesslich ab, meist unter Trübung, Vakuolenbildung, endlich Zerfall.

Den Einfluss comprimirten Sauerstoffs untersuchte TARCHANOFF[3], im Anschluss an PAUL BERT's Entdeckung der lebenhemmenden Wirkung dieses Agens. Er sah die weissen Blutkörperchen des Frosches bei 3—6 Atmosphären O-Druck rund und bewegungslos werden und bei gewöhnlichem Luftdruck dann ihre Bewegungen wieder aufnehmen.

---

1 W. HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 49.

2 W. KÜHNE, Unters. über das Protoplasma u. s. w. S. 52 f. (Amoeba), S. 6? (Actinosphaerium), S. 90 (Myxomyceten), S. 107 (Tradescantia).

3 TARCHANOFF, Arbeiten der St. Petersburger Gesellsch. d. Naturf. VII. S. 122. 1876 (russisch). Ich kenne nur HOYER und MAYZEL's Referat in Hofmann und Schwalbe's Jahresber. u. s. w. V. Literatur 1876. S. 22.

### *4. Andere chemische Bedingungen. — Gifte.*

Wie alle Lebenserscheinungen von Elementarorganismen scheinen auch die spontanen Bewegungen des Protoplasma nur bei einer neutralen oder wenig von der neutralen abweichenden Reaktion der Imbibitionsflüssigkeit sich auf längere Zeit erhalten zu können. Schon ein geringer Ueberschuss an Alkali und namentlich an Säure pflegt Stillstand herbeizuführen, der anfangs durch Entfernung beziehungsweise Neutralisation des Ueberschusses gehoben werden kann.

Dutrochet[1] sah die Bewegung von Chara in Kalilösung von 0,05 % nach 35 Minuten, in Kali oder Natron von 0,1 % nach 2 oder 3 Minuten, in Weinsteinsäure von 2 % nach 10 Minuten, in solcher von 0,1 % nach 1 Stunde definitiv erlöschen. — Max Schultze constatirte die schädliche Wirkung von verdünnten Säuren (Salz-, Essig-, Osmiumsäure) und diluirten Alkalien bei Miliola[2], Actinosphaerium[3], Tradescantia[4], Kühne dieselbe bei Amoeba[5], Actinosphaerium[6], Myxomyceten[7], Tradescantia.[8]

In verdünnten caustischen Alkalien quillt das Protoplasma stark und zerfliesst oder platzt endlich. Vor dem Stillstand ist öfter Beschleunigung der normalen Bewegungen beobachtet worden.[9] In verdünnten Säuren tritt der Tod gewöhnlich unter Trübung und Schrumpfung (Coagulation von Eiweiss) ein.[10] Schon Kohlensäure kann diesen Erfolg haben, wenn sie in concentrirtem Strome einige Zeit über die Präparate geführt wird.[11] Die infolge schwacher $CO_2$-Einwirkung sistirte Bewegung kann durch Auswaschen mit Luft, häufig auch schon mit Wasserstoff wiedererweckt werden, wobei etwa entstandene Trübungen wieder verschwinden.

Ganz ähnlich wie $CO_2$ — vorübergehend oder dauernd, unter Coagulation, lähmend — wirken auch Dämpfe von Aether und Chloroform. Sie brauchen nur in geringer Menge der Luft beigemischt zu sein um ihre hemmende Wirkung zu entfalten, die anfangs leicht durch Ausspülen mit reiner Luft aufgehoben wird.[12]

Bemerkenswerth, weil sich darin eine specielle Uebereinstimmung mit der contraktilen Substanz der Muskeln zeigt, ist die giftige Wirkung

---

1 Dutrochet, Compt. rend. 1837. II. S. 781.
2 Max Schultze, Das Protoplasma u. s. w. S. 22 u. 37.
3 Ibid. S. 32. 4 Ibid. S. 42.
5 Kühne, Unters. über das Protoplasma und die Contraktilität S. 49 (HCl von 0,1 %, Kali von 0,1 % und 1 %).
6 Ibid. S. 64 (HCl von 0,1 %, Kali von 0,1 %, Ammoniakdämpfe), S. 67 ($CO_2$).
7 Ibid. S. 85 (Ammoniakdämpfe), S. 89 ($CO_2$).
8 Ibid. S. 100 (HCl, KOH).
9 Von Dutrochet (a. a. O. S. 781) bei Chara, von Kühne (a. a. O. S. 49) bei Amöben.
10 Kühne a. a. O. S. 49, 64.
11 Ibid. S. 51 f. (Amoeba), S. 67 (Actinosphaerium), S. 90 (Myxomyceten), S. 106 (Tradescantia).
12 Ibid. S. 66 (Actinosphaerium), S. 100 (Tradescantia).

welche das Veratrin auf viele Arten von Protoplasma ausübt. Kühne sah Süsswasseramöben[1], Actinosphaerium[2] und Myxomyceten[3] in äusserst verdünnten, kaum merkbar alkalisch reagirenden, ja selbst in neutralisirten Lösungen dieses Giftes ziemlich rasch unter Coagulation, Trübung, Zerfall, absterben. Tradescantiazellen zeigten jedoch noch nach 17-stündigem Aufenthalt in wässrigen Veratrinlösungen normale Bewegung.

Vom Chinin wird durch Binz[4] und andere behauptet, dass es eine specifisch starke hemmende Wirkung auf die spontanen Bewegungen vieler Protoplasmen, u. a. auch der farblosen Blutkörper ausübe. Doch zeigten mir wenigstens die Lymphzellen von Fröschen, die durch subcutane Einspritzung grosser Dosen von Chinin. sulph. getödtet wurden, noch nach Stunden lebhafte Bewegungen.

## V. Verhalten des Protoplasma gegen künstliche Reize.

Protoplasmacontraktionen können, wie die Bewegungen der Muskeln und anderer erregbarer Gebilde, ausser durch die normalen physiologischen Reize, auch durch mancherlei äussere Eingriffe, sogenannte künstliche Reize, hervorgerufen, bezüglich beeinflusst werden. Diese Reize sind im Wesentlichen dieselben wie für andere erregbare Gebilde: im Allgemeinen wirkt als Reiz jede Erschütterung des molekularen Gleichgewichtes, wenn sie mit einer gewissen Schnelligkeit stattfindet und eine gewisse Grösse übersteigt, also vor Allem elektrische Stösse, Temperaturschwankungen, mechanische und chemische Eingriffe.

Die Grösse der Reizbarkeit, gemessen durch den schwächsten noch wirksamen Reiz, ist je nach der Art des Protoplasma und des Reizes und nach den sonstigen Bedingungen verschieden.

Das Protoplasma von Süsswasseramöben, Diatomeen, Vallisneria-Zellen u. a. reagirt bereits auf sehr viel schwächere Induktionsströme als das der weissen Blutkörperchen.[5] — Das übrigens nicht besonders empfindliche Protoplasma von Pelomyxa wird durch plötzliche Beleuchtung heftig erregt, die bei anderen Arten von Protoplasma ohne jeden reizenden Einfluss zu sein pflegt.[6]

Die allgemeinen Bedingungen, an welche die künstliche Reizbarkeit geknüpft ist, mit denen sie wächst und fällt, sind dieselben

1 Kühne a. a. O. S. 47f. 2 Ibid. S. 65. 3 Ibid. S. 86f.
4 C. Binz, Ueber die Einwirkung des Chinin auf Protoplasmabewegung. Arch. f. microscop. Anat. III. S. 383. 1867.
5 Eigene Beobachtungen.
6 Th. W. Engelmann, Ueber Reizung contraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Arch. f. d. ges. Physiol. XIX. S. 1. 1878.

wie für die spontane Erregbarkeit. Doch scheinen ihre Grenzen etwas weiter gesteckt zu sein, wie u. a. daraus hervorgeht, dass künstliche Reize sich noch wirksam erweisen können, nachdem die spontanen Bewegungen (z. B. durch Abkühlung oder Erwärmung, durch O-Entziehung, $CO_2$-Zufuhr) zur Ruhe gekommen sind.[1]

In seiner äusseren Erscheinung kann der Erfolg künstlicher Reizung auf das Mannichfachste variiren. Besonders kommt hier in Anbetracht, ob das Protoplasma aus sich selbst bereits in Bewegung war oder nicht, und im ersteren Falle Art und Energie der spontanen Bewegung zur Zeit der Reizung; ferner ob das Protoplasma an allen Stellen gleichzeitig und gleichstark oder nur lokal, bezüglich an verschiedenen Stellen ungleich stark gereizt ward; weiter ob es frei beweglich oder in fester Hülle eingeschlossen ist u. s. f. — Die weiterhin mitzutheilenden Einzelbeobachtungen geben ein Bild von der Mannichfaltigkeit der Erscheinungen.

Allgemein äussert sich der Erfolg der künstlichen Reizung darin, dass die vom Reiz direkt getroffene Protoplasmapartie vorübergehend, ohne merkliche Volumänderung, sich auf die kleinste Oberfläche zusammenzuziehen, also Kugelform anzunehmen strebt, wie ein gereizter Muskel. Geschwindigkeit und Kraft, mit der dies geschieht, halten sich meist innerhalb derselben Grenzen, welche für die spontanen Bewegungen des nämlichen Objektes gelten.

### 1. *Elektrische Reize.*

Elektrische Ströme erregen das Protoplasma nur, wenn sie dasselbe direkt durchfliessen, nie aus der Ferne.[2] Zunächst sind es besonders plötzliche Schwankungen der Stromdichte, nach denen Erregung folgt. Doch ist ebensowenig, wie bei den Muskeln die Schwankung, sondern vielmehr der Strömungsvorgang selbst der eigentliche Reizerzeuger, denn nach Schliessung constanter Ströme tritt Erregung im Allgemeinen nur in dem Falle ein, dass der Strom auch nach Erreichung seiner vollen Dichte noch während einiger Zeit fliesst.[3] Diese Zeit kann beispielsweise bei Amöben bis über

---

1 Vgl. u. a. Kühne, Unters. über das Protoplasma u. s. w. S. 45 u. 53 (Amöben), S. 106 (Tradescantia).

2 Becquerel (Compt. rend. 1837. II. p. 786) fand starke galvanische Ströme (10—30 Elemente) ganz wirkungslos, wenn er sie durch einen schraubenförmig um Chara gewundenen Draht leitete, gleichviel welchen Winkel die Windungen mit der Richtung der Strömung machten.

3 Th. W. Engelmann, Beiträge zur allgem. Muskel- und Nervenphysiologie. Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 311 u. 312. 1870.

eine Sekunde betragen. Auch sah Kühne[1] bei Actinosphaerium die Wirkung andauern, und zwar an der dem positiven Pole zugekehrten Seite des Thieres, so lange die Kette geschlossen blieb. In der Regel stellt sich aber, während der Strom mit beständiger Dichte fliesst, der frühere Zustand bald wieder her, wie schon Becquerel[2] für Chara fand.

Schliessung eines beständigen Stromes ist ein specifisch stärkerer Reiz als Oeffnung. Denn letztere erfordert längere Schliessungsdauer bezüglich grössere Stromdichte. Oft ist, selbst bei sehr grosser Empfindlichkeit des Objekts für den Schliessungsreiz, Oeffnung starker Ströme ganz unwirksam.[3]

Mit Steilheit und Umfang der Schwankung wächst innerhalb gewisser Grenzen der Erfolg sehr merkbar. Induktionsschläge sind deshalb durchschnittlich viel wirksamer als Schliessungen constanter Ströme.

Die Wirkungen aufeinanderfolgender momentaner Reize können sich summiren. Auch einzeln unwirksame Reize können sich so bis zu sichtbarer kräftiger Wirkung verstärken. Die Pausen zwischen den Reizen dürfen, wenn Summation der Wirkungen eintreten soll, im Allgemeinen ziemlich lang sein (beispielsweise bei vielen Amöben und Pflanzenzellen bis Viertelsekunden und darüber), wie es scheint, um so länger, je träger die spontanen Bewegungen des Objektes sind.[4]

Nach kräftigen Reizen tritt Ermüdung ein: es bedarf dann stärkerer Erregung, bezüglich (bei gleichem Reize) einiger Zeit der Erholung, um den nämlichen Erfolg zu erzielen. — Sehr starke Reize können das Protoplasma tödten, wobei dasselbe plötzlich trübe wird, erstarrt, zusammenschrumpft oder zerplatzt; oder sie rufen doch Nebenwirkungen hervor, welche das Bild der physiologischen Vorgänge verunstalten.

Verhalten verschiedener Typen von Protoplasma gegen elektrische Reize. Auf lebhaft amöboid bewegliche Froschblutkörper äussert sich die Wirkung einzelner Induktionsschläge nach Golubew[5] darin, dass nach einiger Zeit (meist 1/4 bis 1 Minute) die bis dahin spitzen Fortsätze stumpfer werden und sich allmählich in den Zellenkörper hineinziehen. „Wirkt der Reiz stärker, so kann man ein sehr rasches und fast vollkommenes Zusammenziehen der Zelle zu einem rund-

1 Kühne, Unters. über das Protoplasma u. s. w. S. 59 f.
2 Becquerel, Compt. rend. 1837. II. p. 787.
3 Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 311. 1870.
4 Eigene Beobachtungen.
5 A. Golubew, Ueber d. Erschein., welche elektrische Schläge an den sog. farblosen Bestandtheilen des Blutes hervorbringen. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LVII. S. 557 f. 1868.

lichen Klümpchen beobachten.. In diesem Zustande bleibt die Zelle einige Zeit lang und beginnt dann wiederum ihre gewöhnlichen Bewegungen." Bei noch stärkerer Reizung wird sie ebenfalls rasch kuglig. Nach einigen Minuten tritt dann an irgend einer Stelle auf einmal eine Masse in Form eines kleinen Tropfens heraus; dieser wächst eine Zeit lang durch Einströmen der Leibessubstanz, nimmt wieder ab während an einer oder mehreren Stellen neue Tropfen hervorkommen. Hierdurch können anfangs sehr rasche und auffällige Formveränderungen entstehen. Später werden sie langsamer, die Tropfen werden eingezogen und es bilden sich wieder wie gewöhnlich unregelmässige spitzere Fortsätze.

Ganz ähnlich, nur viel schneller, reagiren Süsswasseramöben.[1] Bemerkenswerth ist, dass nach einem Latenzstadium, welches bei schwacher Reizung einige Sekunden zu betragen pflegt, bei starker unmerklich kurz werden kann, zunächst Verzögerung, bezüglich Stillstand der Körnchenströmung und Ortsbewegung folgt. Erst hiernach — nur bei starker Reizung anscheinend gleichzeitig — folgt Einziehen der Fortsätze, Verkürzung und Verdickung, die binnen einigen Sekunden zur Kugelgestalt führen kann. Bald darauf entstehen, meist ruckweise, ein oder mehrere kugelabschnittförmige hyaline Ausstülpungen, in welche alsbald Körnchen einströmen. Letztere schiessen dabei oft bis an die Oberfläche der Rindenschicht. Einer der Ausläufer vergrössert sich mehr und mehr, streckt sich in die Länge und nimmt schliesslich die ganze Masse des Protoplasma in sich auf. Schon 10 Sekunden nach der Reizung kann Aussehen und Bewegung der Amöbe wieder wie vorher sein. — Wesentlich übereinstimmend scheinen sich die Myxomyceten zu verhalten. Doch sind die Erscheinungen hier verwickelter, da die Grösse der Objekte im Allgemeinen nur partielle Reizung gestattet.[2]

Rhizopoden (Miliola, Actinosphaerium) ziehen auf elektrische Reizung ihre Pseudopodien ein, die dabei häufig zunächst varikös werden.[3] Die rechtwinklig zur Stromesrichtung gelagerten Scheinfüsse erfordern stärkere Reize als die parallel verlaufenden. Ganz ähnlich verhalten sich die Protoplasmafäden der Pflanzenzellen mit Cirkulation (Tradescantia-Typus).[4] Bei schwacher Reizung beobachtet man häufig, wie beim amöboid beweglichen Protoplasma, erst nur Verlangsamung und Stillstand der spontanen Bewegungen; dann tritt Bildung von Varikositäten, Klumpen u. s. f. ein. — Besonders lehrreich sind die Erscheinungen bei partieller Reizung. Kühne[5] sah (vgl. Figur 5 auf Seite 368) bei Tradescantia

---

1 Th. W. Engelmann, Beitr. zur Physiol. d. Protoplasma. Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 312 f. 1869.

2 Näheres bei Kühne, Unters. üb. d. Protoplasma u. s. w. S. 75 f.

3 M. Schultze, Das Protoplasma u. s. w. S. 38; Kühne, Unters. u. s. w. S. 56 f.

4 M. Schultze, Das Protoplasma u. s. w. S. 43 f.; Heidenhain, Notizen über die Bewegungserscheinungen, welche das Protoplasma in den Pflanzenzellen zeigt. Stud. d. physiol. Instit. zu Breslau. 2. Heft. S. 66. 1863.

5 Kühne, Unters. über das Protoplasma u. s. w. S. 99 (Tradescantia); W. Velten, Einwirkung strömender Elektricität auf die Bewegung des Protoplasma u. s. w. Sitzgsber. d. Wiener mathem.-naturw. Cl. LXXIII. S. 351 f. 1876. Die von Velten beschriebenen Quellungserscheinungen sind von anderen Beobachtern, auch von mir nicht gesehen. Ich muss bestreiten, dass sie, bei Anwendung nicht über maximaler Reize wenigstens, in merkbarer Weise vorkommen.

dann in einem Theile der Zelle die stärkeren Fäden sich zu Klumpen und Kugeln zusammenziehen, in denen nach einiger Ruhe eine Bewegung der Körnchen begann, „die man für Molekularbewegung hätte halten können, wenn es nicht ausgesehen hätte, wie wenn die Körnchen durch ein Reissen und Ziehen der Grundsubstanz einem andern Triebe folgten. Gleichzeitig flachten sich die Kugeln und Klumpen wieder ab, trieben theilweise noch als solche erkennbar mit den benachbarten Strömen fort und glichen sich schliesslich vollkommen mit dem Uebrigen aus“. „Die feineren Fäden zerrissen, wo sich Kugeln in ihnen bildeten in der Regel, und die entstandenen Verdickungen wurden dann rasch, entweder nach einer oder nach zwei Seiten zurück in einen dickeren Faden hineingezogen“.

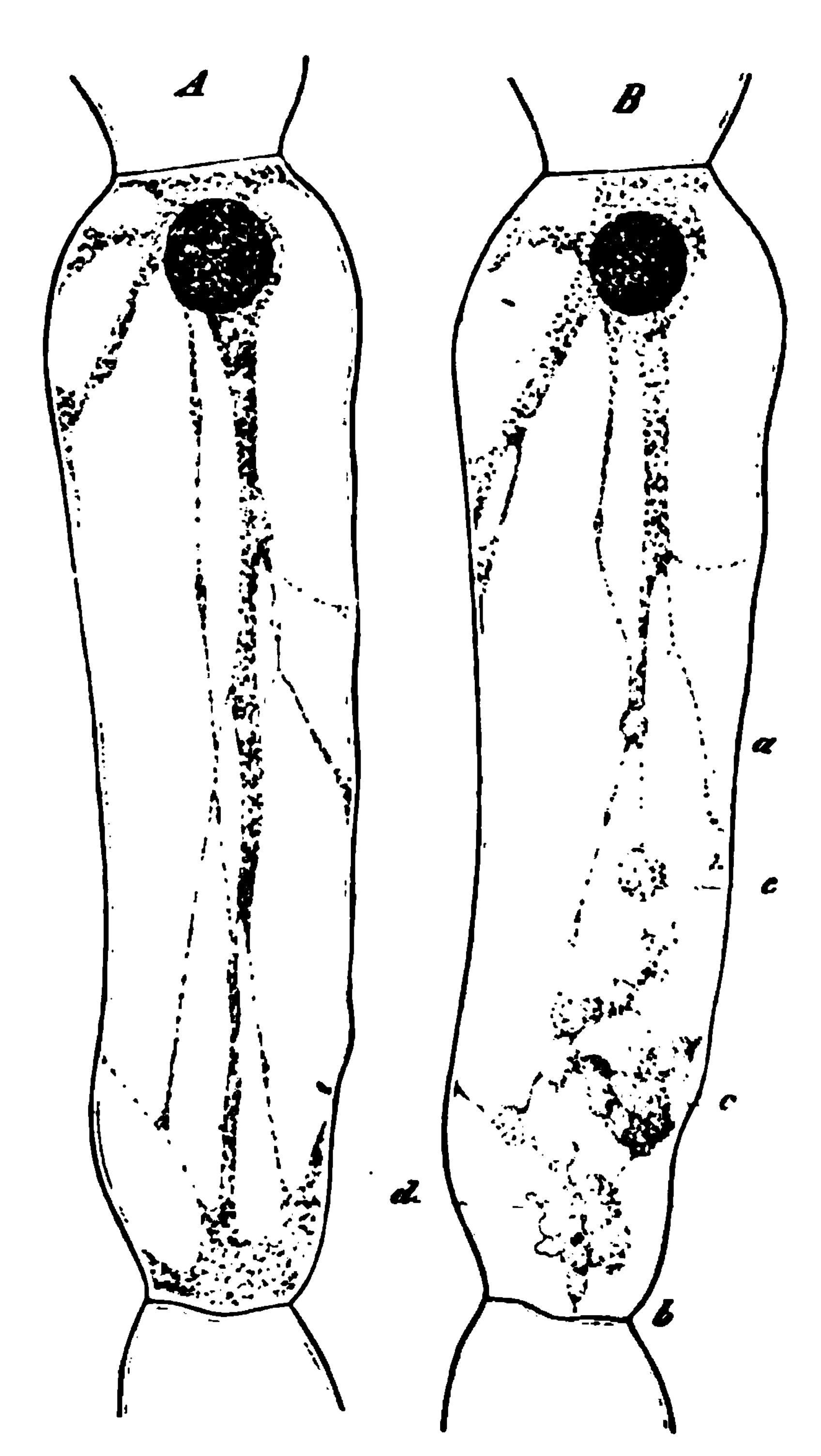



Fig. 5. Tradescantiazelle (nach Kühne). *A* frisch in Wasser. *B* dieselbe Zelle nach mässiger lokaler elektrischer Reizung. Das Gebiet des gereizten Protoplasma erstreckt sich von *a* — *b*..*c* zu Klumpen und Keulen contrahirtes Protoplasma.

Das rotirende Protoplasma der Zellen von Chara, Vallisneria u. s. w. zeigt, gleichzeitig an allen Punkten erregt, Verzögerung bezüglich Stillstand der Strömung.[1] Danach häuft es sich — wie es scheint überhaupt sehr allgemein bei Pflanzenzellen mit beweglichem Protoplasma — bei hinreichend starker Reizung an den kurzen Querwänden an; es zieht sich also die Gesammtmasse — ohne merkliche Volumänderung — auf eine kleinere Oberfläche zusammen, offenbar der dem Kugligwerden nackter Protoplasmen nach Reizung entsprechende Vorgang. Bei den Brennhaaren von Urtica sah Brücke[2] infolge kurzer kräftiger Reizung dünne an der Spitze mit einer Anschwellung versehene Protoplasmafäden, auch kolben- und keulenförmige Erhebungen der Wandschicht hervorkommen, die später wieder eingezogen wurden.

1 Becquerel, Compt. rend. II. p. 787. 1837; Jürgensen, Stud. d. physiol. Inst. zu Breslau. 1. Heft. S. 99. 1861; Velten, Sitzgsber. d. Wiener mathem.-physiol. Cl. LXXIII. S. 350 f. 1876.

2 E. Brücke, Das Verhalten der sog. Protoplasmaströme in den Brennhaaren von Urtica urens. Sitzgsber. d. Wiener Acad. XLVI. S. 2. 1863; M. Schultze, Das Protoplasma u. s. w. S. 45.

## 2. *Thermische Reize.*

Sowohl positive wie negative Temperaturschwankungen können Wirkungen hervorbringen, die denen elektrischer Reizung ähnlich oder gleich sind, auch wenn sie ganz innerhalb des Temperaturgebietes der manifesten Contraktilität statthaben. Auch hier ist die Wirkung um so heftiger und anhaltender, je schneller und umfangreicher die Schwankung. Negative Schwankungen scheinen (ob immer?) specifisch stärker als positive zu wirken. Bleibt die Temperatur nachher constant, so stellt sich dann allmählich derselbe Bewegungszustand her, der bei ganz langsamer Erwärmung beziehungsweise Abkühlung auf den betreffenden Grad eingetreten sein würde.

Bei einer Chara, die in Wasser von 7 ° eine Rotation von mittlerer Geschwindigkeit zeigte, sah Dutrochet [1] nach Eintauchen in Wasser von 32° binnen 4 — 5 Minuten völligen Stillstand. Nach einstündigem Aufenthalt im Wasser von 32° begann die Rotation wieder und war nach 2 Stunden wieder in schnellem Gange. Rückversetzen in Wasser von 7° vernichtete wiederum innerhalb 4 Minuten die Bewegung, die dann erst nach anderthalbstündigem Verweilen im Wasser von 7° langsam wieder anhob. Auch nach etwas langsamerer Erwärmung von 18 auf 27, von 27 auf 34, von 34 auf 40° stockte die Rotation zunächst auf einige Minuten bis eine Stunde. — Vorübergehenden Stillstand der Rotation beobachtete auch Hofmeister [2] als er ein Präparat von Nitella aus der Zimmertemperatur von 18,5° C. in einen auf + 5° C. abgekühlten Raum gebracht und darin 2 Minuten lang gelassen hatte. Derselbe [3] fand das Protoplasma in Haaren von Ecbalium agreste, welches bei 16—17° C. lebhaft strömte, nach 6 bis 8 Minuten langem Verweilen in einem Raum von 40° C. bewegungslos, das Protoplasmanetz sehr vereinfacht. Erst nach halb- bis zweistündigem Aufenthalt in der nämlichen Temperatur trat die Strömung wieder ein und erreichte binnen wenigen Minuten die dieser hohen Temperatur zukommende Lebhaftigkeit. Durch rasche Abkühlung von 40° auf 16° C. wurde das Protoplasma desselben Objektes wieder bewegungslos. „An vielen seiner Stränge hatten sich knotige Varikositäten gebildet". Erst nach 7 Minuten fing die Bewegung wieder an und erst nach 18 Minuten war sie (bei constant 16° C.) wieder normal.[4] — Bei schneller Erwärmung der Brennhaare von Urtica auf 40° und darüber sah Schultze [5] oft dieselben merkwürdigen Veränderungen des Protoplasma eintreten, wie sie Brücke durch starke Schläge des Magnetelektromotors erzeugte (s. oben.) — Der Beobachtungen Kühne's und Hofmeister's über Einwirkung raschen Erfrierens auf Tradescantiazellen wurde oben schon gedacht.

---

1 Dutrochet, Compt. rend. II. p. 777. 1837.

2 W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 53. — Vgl. auch Hugo de Vries in Flora 1873. S. 25 (Hydrocharis morsus ranae betr.)

3 Ibid. S. 55.

4 Ibid. S. 54.

5 M. Schultze, Das Protoplasma u. s. w. S. 48.

### 3. *Lichtreize.*

Die meisten Arten von contraktilem Protoplasma scheinen gegen Licht, wie auch gegen Lichtwechsel unempfindlich zu sein. So beispielsweise das Protoplasma der farblosen Blutkörper und anderer amöboider Zellen von Wirbelthieren und Wirbellosen[1], das der gewöhnlichen Amöben, vieler Rhizopoden, Infusorien[1] und Pflanzenzellen.[2] In grünen, dem Licht entzogenen Pflanzentheilen erlischt zwar die Bewegung, doch erst mit der Vegetation der Pflanze überhaupt, bei Chara nach Dutrochet[3] beispielsweise nach 24—26 Tagen.

In einzelnen Fällen ändert sich bei einige Zeit lang anhaltender Einwirkung von Licht oder Dunkelheit die Anordnung des Protoplasma merklich. Im Finstern an die Oberfläche der Lohe gekrochene Plasmodien von Aethalium ziehen sich bei hellem Licht wieder in die Tiefe zurück. Dieselben entwickeln im Lichte nur kurze, gedrungene Ausläufer, im Finstern lange, schmale, dünne Auszweigungen.[4] Hier scheint also Beleuchtung ähnlich künstlichen Reizen zu wirken. — Bekannt sind die auf Wechsel der Beleuchtung erfolgenden Gestaltveränderungen der contraktilen Pigmentzellen in der Haut mancher Fische, Amphibien und Reptilien, Aenderungen, auf welchen der Farbenwechsel dieser Thiere beruht. Die im Dunkeln weitverzweigten schwarzen Pigmentzellen der Froschcutis z. B. contrahiren sich bei heller Beleuchtung allmählich zu kleinen Kugeln, infolge wovon die Haut heller wird. Doch scheint man es hier meist mit einem indirekten, durch die Nerven vermittelten Einfluss des Lichtes auf die contraktilen Elemente zu thun zu haben, nach Lister[5] und G. Pouchet[6] speciell mit einem Reflex vom Auge.

Abweichend von den genannten Fällen verhält sich das Proto-

---

1 Nach fremden und eigenen Beobachtungen.

2 Vgl. Jul. Sachs, Ueber den Einfluss des Tageslichtes u. s. w. Botan. Ztg. 1863 Beilage; W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 49. 1867; G. Kraus, Ueber Versuche mit Pflanzen in farbigem Lichte. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. zu Halle v. 20. Mai 1876; Botan. Ztg. 1876. S. 504. (Gelbes Licht ist ohne Einfluss auf die Bewegung von Hydrocharis, Trianea, Chara, Vallisneria, Elodea, Pilobolus, Urtica dioica, Navicula.

3 Dutrochet, Compt. rend. II. p. 779. 1837.

4 Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 21. — Baranetzky, Influence de la lumière sur les plasmodia des Myxomycètes. Mém. Soc. des scienc. nat. Cherbourg XIX. p. 321. 1875 fand die blauen Strahlen besonders wirksam, die gelben nicht.

5 Jos. Lister, On the cutaneous pigment. syst. of the frog. Philos. Transact. Roy. Soc. CXLVIII. p. 627. 1859.

6 G. Pouchet, Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les poissons. Compt. rend. LXXXII. p. 866. 1871. — Vgl. ferner G. Seidlitz, Beiträge zur Descendenztheorie. Leipzig 1876, wo eine Zusammenstellung der den Farbenwechsel der Thiere betreffenden Arbeiten gegeben ist.

plasma von Pelomyxa palustris.[1] Dieses grosse Süsswasseramöboid kriecht im Dunkeln sehr lebhaft umher, zieht sich aber bei plötzlicher Beleuchtung (diffuses Tageslicht genügt) binnen wenigen Sekunden, nach vorhergehender Sistirung der Körnchenströmung, kuglig zusammen. Bei andauernder Beleuchtung kehren dann nur schwache und träge Bewegungen zurück. Wenn das Dunkel ganz allmählich (etwa innerhalb 1/4 Stunde) durch Tageslicht wachsender Helligkeit vertrieben wird, bleibt die Reizwirkung aus. Ebenso wenn nach längerer Beleuchtung plötzlich verdunkelt wird.

Anhangsweise sei der Thatsache gedacht, dass stark und anhaltend beschattete Stellen grüner Blätter von Phanerogamen, Moosen, Farnprothallien, eine dunklere Färbung annehmen infolge langsamer Lageänderungen der im Protoplasma eingeschlossenen Chlorophyllkörner. Diese häufen sich nämlich unter dem Einfluss des Lichtes, speciell der kurzwelligen Strahlen, hauptsächlich an den der Blattoberfläche zugekehrten Zellflächen, im Dunkeln hauptsächlich an den zu diesen senkrecht stehenden Seitenwänden der Zellen an. Obschon nun diese Aenderungen sicherlich auf Bewegungen des Protoplasma beruhen, bleibt es doch ungewiss inwieweit es sich hier um einen direkten Einfluss auf das Protoplasma oder um einen indirekten, etwa durch primäre Aenderungen in den Chlorophyllkörpern vermittelten Einfluss des Lichtes handelt.[2]

### 4. *Mechanische Reize.*

Als solche wirken alle plötzlichen mechanischen Eingriffe von einiger Erheblichkeit: Druck, Zerrung, Quetschung, Zerreissung. Die Erscheinungen sind wesentlich wie nach elektrischer Erregung.

Schon Rösel[3] sah vor mehr als 120 Jahren Amöben sich infolge von Berührung zusammenziehen. Farblose Blutkörper, Rhizopoden u. s. w. ziehen nach einem heftigeren Druck ihre Ausläufer ein, die dabei oft zunächst variköss werden. Die Strömungen in den Plasmodien der Myxomyceten werden durch Erschütterungen irgend welcher Art leicht für einige Zeit verlangsamt oder gar zum Stillstand gebracht.[4] — Die Protoplasmastränge der Staubfadenhaare von Tradescantia werden nach mässiger momentaner Quetschung knotig, „reissen, ziehen sich zu kurzen Keulen oder Kugeln zusammen, verschmelzen z. Th. mit der Ansamm-

1 Th. W. Engelmann, Ueber Reizung contr. Protopl. durch plötzliche Beleuchtung. Arch. f. d. ges. Physiol. XIX. S. 1.

2 Vgl. J. Böhm, Sitzgsber. d. Wiener Acad. XXII. S. 476. 1856; XXXVII. S. 475. 1859; XLVII. S. 352. 1863; A. Famintzin, Jahrb. f. wissensch. Bot. VI. S. 1. 1867; Borodin, Mél. biol. Petersb. VI. 1867; VII. 1869; Frank, Jahrb. f. wissensch. Bot. VIII. S. 216. 1871; Botan. Ztg. 1871. Nr. 14 u. 15; Jul. Sachs, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Mathem.-phys. Cl. XXII. 1859; Lehrb. d. Bot. 4. Aufl. S. 722. 1874.

3 Rösel von Rosenhof, Der monatl. herausgeg. Insektenbelustigungen dritter Theil. S. 621. Nürnberg 1755.

4 A. de Bary, Die Mycetozoen. 2. Aufl. S. 49. Bestätigt von W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 26.

lung von Protoplasma in der Umgebung des Zellkernes, z. Th. mit dem protoplasmatischen Wandbeleg". Nach 10—15 Minuten stellt sich die normale Anordnung und Beweglichkeit wieder her.[1] -- Aufhören der Rotation in den Zellen von Chara sah schon GOZZI[2], wie später DUTROCHET u. a., nach Anlegen einer Ligatur oder Knickung. Bald hernach stellte sich in jeder der beiden Hälften ein neuer Kreislauf her. DUTROCHET[3] sah minutenlang währenden Stillstand bei Chara nach Durchschneiden und Stechen der Zellen. — Auf mechanischer Reizung beruht es ohne Zweifel, dass frisch angefertigte Präparate von Characeen, Vallisneria etc. nur stillstehendes Protoplasma zu zeigen pflegen. Die Bewegungen treten erst nach einer Zeit der Ruhe des Präparates ein.[4] Dasselbe gilt nach eigenen Beobachtungen auch von Diatomeen und Oscillarien.

### 5. *Chemische Reize.*

Auch bei plötzlichen chemischen Eingriffen werden oft die nämlichen Wirkungen beobachtet wie nach elektrischer Reizung. Leicht treten aber hierbei complicirende und störende Nebenerscheinungen (Schrumpfung, Quellung, Coagulation u. dgl.) auf, so dass nur in verhältnissmässig wenigen Fällen die eigentliche Reizwirkung, an ihrer Form und vorübergehenden Dauer kenntlich, rein zur Beobachtung kommt.

Als Reize können zunächst schon plötzliche Aenderungen im Wassergehalt des Protoplasma wirken.

DUTROCHET[5] setzte Chara in Kochsalzlösung von etwas über 1 %. Nach 4 Minuten hörte die Bewegung auf um 8 Minuten später wieder zu beginnen. Allmählich ward sie sehr schnell und hielt sich noch 10 Tage. Bei einem ähnlichen Präparat, dessen Bewegung nach zehnstündigem Aufenthalt in derselben Salzlösung wieder sehr lebhaft geworden war, erfolgte nach Eintauchen in reines Wasser von gleicher Temperatur binnen 4 Minuten Stillstand der 5 Minuten andauerte. — HOFMEISTER[6] sagt, nach Beobachtungen an Chara, Vallisneria, Hydrocharis, Tradescantia: „Bei Behandlung einer Zelle, die strömendes Protoplasma enthält, mit der wässerigen Lösung eines der Lebensthätigkeit der Pflanze nicht unmittelbar nachtheiligen Stoffes von einer Concentration, welche die rasche Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhaltes der Zelle bewirkt, stockt die fliessende Bewegung auf kurze Zeit, während der Contraktion des protoplasmatischen Inhaltes, um bald innerhalb der an der raschen Strömung nicht betheiligten Hautschicht desselben wieder zu beginnen". Bei plötzlicher Verdünnung der Lösung, in welcher eine Zelle mit leicht perme-

1 HOFMEISTER, a. a. O. S. 50.
2 GOZZI in Brugnatelli Giornale de fisica. 2. Dec. p. 199. 1818.
3 DUTROCHET, Compt. rend. II. p. 780. 1837.
4 HOFMEISTER, a. a. O. S. 50.
5 DUTROCHET, Compt. rend. II. p. 781, 782. 1837.
6 HOFMEISTER, a. a. O. S. 52; vgl. auch ibid. S. 27, wo eine entsprechende Beobachtung an Didimene serpula mitgetheilt ist.

abler Haut, z. B. eine Blattzelle von Vallisneria, ein Wurzelhaar von Hydrocharis die normale Strömung zeigt, tritt ebenso vorübergehende Stockung ein.[1] — Süsswasseramöben, die ich an Salzwasser von 2,5 % akkomodirt hatte, zogen sich bei Zusatz halbprocentiger Kochsalzlösungen heftig zusammen, begannen aber nach wenigen Minuten wieder sich in der üblichen Weise zu bewegen. Aehnliche Beobachtungen theilt CZERNY[2] mit.

Ueber den Einfluss von Säuren und Alkalien liegen ähnliche Beobachtungen vor.

In Kali oder Natron von 0,05 %, ebenso in Weinsteinsäure von 0,1 % trat in DUTROCHET's[3] Versuchen an Chara zunächst eine 5 Minuten währende Verlangsamung, darauf Beschleunigung der Rotation ein. KÜHNE[4] fand nach sehr flüchtiger Applikation von Ammoniakdämpfen auf Actinosphaerium nur noch sehr wenige, kurze, stark varikös gewordene Ausläufer, die nach längerer Ruhe wieder ihre gewöhnliche Gestalt annahmen.

## VI. Theoretisches.

Eine bis zu den elementaren physikalischen und chemischen Vorgängen zurückführende Theorie der Protoplasmabewegungen lässt sich aus den bisher gesammelten Erfahrungen nicht ableiten. Wie der direkten Wahrnehmung wesentlich nur die mechanische Seite des Vorgangs zugänglich ist, wird auch die theoretische Betrachtung sich auf den Versuch einer Mechanik der Bewegungen beschränken müssen, und mag es der Zukunft überlassen bleiben einen Einblick in die Art und Verkettung der den sichtbaren Erscheinungen zu Grunde liegenden unsichtbaren Molekularwirkungen zu erhalten.

Jeder Versuch nun einer Erklärung des Mechanismus der Protoplasmabewegungen muss nicht nur alle bekannten Modifikationen der Protoplasmabewegung umfassen, wie bereits HOFMEISTER[5] mit Recht forderte, sondern muss auch im Princip auf die übrigen Contraktilitätserscheinungen anwendbar sein. Denn die wesentliche Uebereinstimmung, welche zwischen allen in der Erscheinungsweise und den Bedingungen des Zustandekommens besteht, und besonders handgreiflich die allmählichen Uebergänge zwischen denselben beweisen, dass man es hier in allen Fällen mit Aeusserungen des nämlichen mechanischen Principes, mit dem nämlichen elementaren Bewegungsmechanismus zu thun hat.

1 HOFMEISTER, a. a. O. S. 53.
2 VINC. CZERNY, Einige Beobachtungen über Amöben. Arch. f. microscop. Anat. V. S. 158. 1869.
3 DUTROCHET, Compt. rend. II. p. 781. 1837.
4 KÜHNE, Untersuchungen über das Protoplasma u. s. w. S. 64 u. 65; vgl. auch ebenda S. 48 u. 49 (Amöben), S. 82 f. (Myxomyceten). Ferner M. SCHULTZE, Das Protoplasma u. s. w. S. 32 (Actinosphaerium), S. 37 (Miliola).
5 HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 59.

Als Ausgangspunkt für eine nähere Zergliederung der Protoplasmabewegung diene die anerkannte Wahrheit, dass jedes kleinste, mikroskopisch noch unterscheidbare Theilchen einer jeden contraktilen Protoplasmamasse die Fähigkeit zu selbständigen Bewegungen besitzt. Den Beweis hierfür liefern die Form- und Lageänderungen welche an jedem Punkte einer beliebigen, übrigens ruhenden protoplasmatischen Masse wie auch an künstlich isolirten kleinsten Protoplasmapartikelchen spontan oder infolge künstlicher Reizung auftreten können.

Hieraus ergiebt sich als nächste und wie ich glaube natürlichste Folgerung die Vorstellung dass das Protoplasma ein Aggregat kleinster contraktiler, reizbarer Formelemente und seine Gesammtbewegung das Resultat der Formveränderungen dieser kleinsten Elemente sei. Wesen und Ursache der Formänderungen der letzteren bleiben hierbei vorläufig dahingestellt.

Da kein Grund vorhanden ist, die kleinsten noch mikroskopisch unterscheidbaren Protoplasmapartikelchen bereits für die contraktilen Elemente zu halten, wird man sich letztere im Allgemeinen noch kleiner, von molekularen Dimensionen denken müssen. — In Betreff ihrer Form ist consequenterweise anzunehmen, dass sie im maximal erregten Zustand eine kuglige oder doch der Kugel möglichst genäherte, im ruhenden eine gestreckte, meist wohl faserähnliche sei. Der Grund für erstere Annahme liegt darin, dass auch die kleinsten der Wahrnehmung noch zugänglichen Protoplasmatheilchen infolge künstlicher Reizung kugelförmig zu werden suchen, falls sie nicht schon zuvor kuglig waren. Für Letzteres spricht einmal die Thatsache, dass kleinste kuglig contrahirte Protoplasmatheilchen nach Aufhören der Reizung häufig eine gestreckte, selbst äusserst schlanke (Faser-) Form (Pseudopodien u. a.) annehmen. Zweitens zeigt ruhendes hyalines Protoplasma, wie früher beschrieben, nicht selten eine Zerklüftung in äusserst feine Fibrillen. Drittens haben die kleinsten unterscheidbaren Formelemente anderer contraktiler Gebilde (der Flimmerorgane, Myophane, Muskelfasern) im Ruhezustand sämmtlich eine langgestreckte Form.

Die mechanischen Leistungen, namentlich nackter Protoplasmen, lehren, dass die Formveränderungen, speciell die Verkürzung der contraktilen Elemente, mit einer Kraft geschehen müssen, welche im Allgemeinen jedenfalls die Kraft erheblich überragt, mit welcher die Elemente, falls sie flüssig wären, der Kugelform zustreben würden.

Der Kürze halber mögen im Folgenden die hypothetischen contraktilen Elemente „Inotagmen“ genannt werden, womit angedeutet wer-

den soll, dass in ihnen die Kraft erzeugt wird, welche zur Contraktion Veranlassung giebt und dass man sie sich als Molekülverbindungen (Tagmen, PFEFFER[1]) vorzustellen hat. — Sehr wahrscheinlich sind alle Inotagmen positiv einaxig doppelbrechend, da Contraktilität allgemein an das Vorkommen positiv einaxiger Theilchen gebunden zu sein scheint.[2]

Die aktiven wie die passiven Bewegungserscheinungen des Protoplasma zwingen nun weiter zu der Annahme, dass die Inotagmen des Protoplasma nicht wie die der Muskeln und Flimmerhaare sämmtlich in einer relativ festen Anordnung nach bestimmten Axenrichtungen orientirt, sondern im Allgemeinen sehr leicht und in allen Richtungen gegeneinander verschiebbar zusammengefügt sind, wobei natürlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen bleibt einer vorübergehenden oder dauernden Gruppirung einer kleineren oder grösseren Anzahl von Inotagmen zu bestimmt geformten grösseren Massen (Fasern, Membranen u. dgl.).

Als Grund der grossen Verschiebbarkeit der Protoplasmatheilchen darf in Uebereinstimmung mit den herrschenden Ansichten über die Molekularstruktur organisirter Massen, wesentlich die verhältnissmässig bedeutende Menge des zwischen den Inotagmen und Inotagmengruppen befindlichen Imbibitionswassers betrachtet werden. Mit der Menge dieses Wassers wächst und fällt, wie früher gezeigt, die Verschiebbarkeit.

Die im Vorstehenden entwickelten Vorstellungen gestatten nun einen ersten Schritt zur Erklärung der Protoplasmabewegung, insofern sie erlauben die vielen verschiedenen Formen unter denen dieselbe auftritt und die Veränderungen welche sie infolge von allerhand Einwirkungen erleidet auf einen einzigen, wenn auch zunächst selbst noch der Erklärung bedürftigen Vorgang — die Formveränderung der Inotagmen — zurückzuführen.

Es sei gestattet, wenigstens einige der wichtigsten Fälle in dieser Richtung zu zergliedern.

1. Kugligwerden nackter Protoplasmen bei Reizung. Es erklärt sich aus dem gleichzeitigen Kugligwerden aller Inotagmen, insofern damit die Flächenanziehung, welche dieselben aufeinander ausüben, also die Cohäsion der Gesammtmasse überall und nach allen Richtungen merklich gleich werden muss. Für die Richtigkeit des letzteren Schlusses liefert das plötzliche Kugligwerden der Luftblasen im Protoplasma von Arcella bei elektrischer Reizung einen hübschen Beweis. Da hierbei das Volum der Luftblasen zunächst keine Verkleinerung erfährt, kann offenbar das Kugligwerden hier nicht die Folge einer Contraktion bloss der Rindenschicht des Protoplasma sein, wie häufig gemeint wird.

1 W. PFEFFER, Osmotische Untersuchungen S. 32. Leipzig 1877.
2 Contraktilität und Doppelbrechung. Arch. f. d. ges. Physiol. XI. 1875.

Die Kraft mit der die Annäherung an die Kugelform erfolgt, wird wesentlich abhängen von der Kraft mit der die Inotagmen ihre Gestalt verändern und von der durchschnittlichen Grösse der Cohäsion des Protoplasma. Da letztere mit steigendem Gehalt an Imbibitionswasser abnimmt, wird auch jene Kraft mit wachsender Menge des letzteren im Allgemeinen abnehmen müssen. Wirklich kann bei sehr dünnflüssigem Protoplasma (mancher Plasmodien z. B.) schon die Schwerkraft die Zusammenziehung zur Kugel verhindern.

Das Variköswerden, das Einziehen oder Einschmelzen von faser- oder hautartigen Ausläufern (Pseudopodien u. dgl.) erklärt sich nach dem Gesagten unschwer.[1]

2. Entstehung von Ausläufern. Wenn in einer durch Reizung kuglig gewordenen, oder allgemeiner gesagt auf die kleinstmögliche Oberfläche reducirten Protoplasmamasse alle Inotagmen nach Aufhören des Reizes sich gleichzeitig wieder strecken, so wird eine merkliche Gestaltveränderung der Gesammtmasse nicht nothwendig eintreten. Dies wird im Allgemeinen nur bei partieller, bezüglich ungleichzeitiger oder ungleichstarker Streckung grösserer, nach parallelen Richtungen orientirter Haufen von Inotagmen der Fall sein. Der kuglige Zustand eines nackten Protoplasmakörpers kann also sowohl der völligen Ruhe (Erschlaffung) als der maximalen Erregung (Contraktion der Inotagmen) entsprechen. — Ausser durch Wiederverlängerung (Erschlaffung) bestimmt orientirter Inotagmengruppen, die besonders leicht zur Bildung dünner Pseudopodien wird führen können, ist das Entstehen von Ausläufern noch auf verschiedene andere Weisen möglich. Einer der allerhäufigsten Fälle ist die seit O. F. MÜLLER bekannte, bei Amöben und amöboiden Massen äusserst gewöhnliche Bildung hyaliner, anfangs streng kugelabschnittförmiger Hervorwölbungen, in welche nachträglich die Körnermasse des Inneren einströmt. Hier ist als Ursache eine allgemeine Contraktion aller Inotagmen der sich hervorwölbenden Partie der hyalinen Rindenschicht anzunehmen. Wie die anscheinend widerstandslose Bewegung der nachströmenden Körnchen zeigt, kann die Cohäsion

---

1 Mit einem Wort muss hier KÜHNE's Versuch am sogenannten künstlichen Muskel (Unters. über das Protoplasma u.s.w. S. 81) gedacht werden, da demselben von zoophysiologischer Seite eine Wichtigkeit beigelegt ist, die er höchstens verdienen würde, wenn die ihm von seinem Urheber gegebene Deutung richtig wäre. Ehe dieser jedoch zugestimmt werden dürfte, hätte, was nicht geschehen ist, der Nachweis geliefert werden müssen: 1) dass das in den Käferdarm eingefüllte mit Wasser angerührte Protoplasmapulver sich darin wieder zu lebendigem, reizbarem Protoplasma entwickelt hätte, eine Wiederbelebung, deren Misslingen nach dem Zeugniss der erfahrensten Autoren mehr Wahrscheinlichkeit für sich hatte, als das Gelingen. 2) hätten, die erste Bedingung als erfüllt zugegeben, alle Protoplasmaklümpchen zu einer einzigen organisch zusammenhängenden Masse verschmolzen sein müssen. Denn ohnedies wäre der „künstliche Muskel" nur ein Aggregat regellos durcheinanderliegender Amöben gewesen, das natürlich bei gleichzeitiger Contraktion dieser aller seine Form nicht merklich verändert haben würde. Erfahrungsgemäss war aber auch die Erfüllung dieser Bedingung der weitaus unwahrscheinlichere Fall. Da zudem der Inhalt des „Muskels", als er nach wenigen Reizversuchen entleert ward, theils aus einzelnen knolligen Massen, theils aus blassen Blasen und freien Körnchen bestand, aus denen sich weiterhin keine beweglichen Zustände wieder bildeten, so scheint auch direkt bewiesen zu sein, dass weder die erste noch die zweite der obigen Bedingungen erfüllt war.

innerhalb des hyalinen Ausläufers von der einer Flüssigkeit nicht merklich abweichen. Nach der namentlich unter Zoophysiologen verbreitetsten, zuerst von ECKER[1] für Amöben ausgesprochenen Vorstellung, sollen hier die Ausläufer durch Contraktionen des rückwärts gelegenen Protoplasma, speciell der Rindenschicht hervorgepresst werden. Indessen schon DUJARDIN meinte und DE BARY[2] wies nach, dass die Ursache für die Fortbewegung der Masse in diesem Falle nothwendig am Ziele des Stromes erzeugt werden müsse. DE BARY erblickte dieselbe in einer daselbst stattfindenden „Erschlaffung oder Expansion, vermöge deren der Körnerstrom in jene hineingetrieben wird, — sei es aufgesogen wie Wasser von einem porösen Körper, sei es einfach nach dem Ort des geringsten Widerstandes strömend". Auch HOFMEISTER bekämpfte die herrschende Ansicht nachdrücklichst besonders auf Grund der Thatsache, dass die Körnchenströmung nach rückwärts vom Ziel der Bewegung um sich greift. Mit Recht wird bemerkt, dass von einer Contraktion der Rindenschicht der im Rücken der Strömung gelegenen Partien, die in einer glatten, gespannten, sich verkleinernden Oberfläche sich aussprechen müsste, nichts wahrzunehmen ist. Im Gegentheil pflegt, wie man an jeder schnell vorwärts kriechenden amöboiden Masse sehen kann, die Oberfläche des hinteren Körperabschnittes bei abnehmendem Volum desselben runzelig, faltig, wo nicht gar faserig zerklüftet zu sein.

Es kommt jedoch, wenigstens nach DE BARY[3] bei Myxomyceten, zuweilen wirklich eine der älteren Auffassung entsprechende Bildung von Ausläufern vor. Hier contrahirt sich dann aber nach DE BARY das Protoplasma hinter dem Strome ganz unverkennbar und nimmt die Geschwindigkeit der Strömung nach dem Ziele hin ab. — In ähnlicher Weise werden wohl auch im Innern des Protoplasma lokale und namentlich fortschreitende Contraktionen von Inotagmengruppen örtliche Druckunterschiede und damit Strömungen, Verschiebungen leichtbeweglicher Massen hervorrufen können. Die, von BRÜCKE[4] zunächst für Urtica entwickelte, Vorstellung aber, als ob die Fortbewegung im Protoplasma enthaltener Einschlüsse (Körnchen, Kerne, Vakuolen u. s. w.) überhaupt oder doch in der Regel in dieser Weise, analog einer durch Contraktionen der sie einschliessenden Röhrenwände fortbewegten Flüssigkeit, zu Stande käme, ist nach dem Gesagten unhaltbar.[5]

Anmerkung. Es liegt übrigens auf der Hand, dass Ausläuferbildung und Strömungen auch ohne physiologische Contraktion durch blosse Schrumpfung der Rindenschicht müssen herbeigeführt werden können (so bei partiellem Vertrocknen, was z. B. bei grösseren Plasmodien öfter vorkommt, oder durch Eiweissgerinnung z. B. nach übermaximaler elektrischer Reizung). Und selbstverständlich werden auch, besonders bei Versuchen mit künstlicher Reizung, allerhand Combinationen der verschiedenen

---

1 ECKER, Ztschr. f. wissensch. Zool. I. S. 235. 1849.
2 DE BARY, Die Mycetozoen. 2. Aufl. S. 47 f. 1864.
3 Ibid. S. 47.
4 BRÜCKE, Sitzgsber. d. Wiener Acad. Mathem.-naturw. Cl. XLVI. 1863.
5 Vgl. auch die Widerlegung der Allgemeingültigkeit dieser Ansicht durch M. SCHULTZE, Das Protoplasma u. s. w. S. 51 f. Ferner A. DE BARY, Ueber den Bau u. das Wesen der Zelle. Flora 1862. S. 249.

beschriebenen Entstehungsarten von Ausläufern und Strömungen vorkommen können.

3. **Rotation des Protoplasma innerhalb fester Zellwände.** Eine solche muss zu Stande kommen wenn die Inotagmen der sich bewegenden Schichten im Allgemeinen mit ihren Längsaxen der Bewegungsrichtung parallel orientirt sind und ein Fortschreiten des spontanen Reizes in dieser Richtung stattfindet. Das bewegliche Protoplasma kriecht dann auf der unbeweglichen Wandschicht ähnlich wie ein Schneckenfuss auf seiner Unterlage.

4. **Hemmung der spontanen Bewegungen durch künstliche Reizung.** Wie früher beschrieben ist der erste Erfolg künstlicher Reizung meist Stillstand oder doch Verlangsamung der gerade vorhandenen spontanen Bewegungen an den direkt gereizten Stellen. Oberflächlich betrachtet könnte es demnach scheinen als ob in allen diesen Fällen nicht sowohl eine Erregung als vielmehr eine Lähmung des Protoplasma stattgefunden habe, eine Meinung, die namentlich von Pflanzenphysiologen vertreten worden ist. Inzwischen muss nach unserer Vorstellungsweise das Gegentheil statthaben und es lässt sich nun auch leicht zeigen, dass nach dieser der Erfolg kein anderer als der beobachtete sein kann. Indem nämlich alle, nicht schon zuvor contrahirte Inotagmen infolge der Reizung in Contraktion gerathen, werden die Bewegungsantriebe an allen Punkten des Protoplasma wesentlich gleich gemacht. Die Gesammtmasse muss also zunächst in einen Gleichgewichtszustand kommen. Es ist ganz dasselbe wie wenn sämmtliche Muskeln eines Thieres gleichzeitig maximal erregt würden, wo dann auch das äussere Bild das einer Hemmung der normalen Bewegungen, eines Stillstandes sein muss.

Indem wir bisher die Bewegungen protoplasmatischer Massen auf aktive Formveränderungen kleinster Theilchen zurückführten, verschoben wir nur die Lösung der wesentlichen Schwierigkeit, welche nunmehr in der Erklärung des Mechanismus gerade dieser Formveränderungen bestehen würde. Hier müssen wir uns zur Zeit auf einige Andeutungen beschränken, die mehr ein Wink für weitere Forschung als eine Lösung der Aufgabe zu sein beanspruchen.[1]

Aus früher angegebenen Gründen kann jener Mechanismus kein anderer sein, als der welcher auch den aktiven Formveränderungen der Muskeln und Flimmerorgane zu Grunde liegt. Für die Muskeln nun darf nicht mehr bezweifelt werden, dass die Formveränderungen ihrer contraktilen Theilchen mit Aenderungen ihres Wassergehaltes, ihres Quellungszustandes Hand in Hand gehen. Nachweislich quellen die contraktilen, doppelbrechenden, Schichten der quergestreiften Muskelfasern bei der lebendigen Verkürzung durch Flüssigkeitsaufnahme aus den zwischen ihnen gelegenen isotropen, nicht contraktilen Schichten auf, und geben bei der Wiederstreckung diese Flüssigkeit

1 Vgl. für das Folgende mehrere Aufsätze im Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 33 f., 155 f. (besonders S. 176 f.) 1873; VIII. S. 95 f. 1874; XVIII. S. 1 f. 1878.

an die letzteren wieder ab. Umgekehrt kann durch künstlich herbeigeführte Quellung der doppelbrechenden Scheiben (auch nicht mehr reizbarer) Muskeln die charakteristische Verkürzung hervorgerufen werden. Ebenso bei Flimmerhaaren. Da es nun eine allgemeine Regel ist, dass anisodiametrische, doppelbrechende organisirte thierische und pflanzliche Gebilde, gleichviel ob lebend oder todt, bei Wasseraufnahme (Quellung) sich (mit oft sehr grosser Kraft und immer in der Richtung der optischen Axe) zu verkürzen streben, ist es erlaubt als nächste Ursache für die Formveränderungen der Inotagmen des Protoplasma (wie der der anderen contraktilen Substanzen) Aenderungen ihres Wassergehaltes anzunehmen, das Wesen der Contraktion also in einem eigenthümlichen Quellungsvorgang zu erblicken.

Schon W. Hofmeister[1] hat, ausgehend von der Veränderlichkeit des Imbibitionszustandes des Protoplasma, das Wesen der Bewegung desselben in periodischen Aenderungen des Wassergehaltes der kleinsten Protoplasmatheilchen gesucht und diesen Gedanken in origineller Weise eingehend ausgeführt. Er nahm jedoch nur Volum- nicht Formveränderungen der kleinsten Theilchen an, was zur Erklärung der in vielen Fällen zu beobachtenden relativen Grösse der Verkürzung bez. Verlängerung nicht genügt. Die bei der Contraktion der Muskeln stattfindenden Quellungsvorgänge kannte er noch nicht.

Insofern mit dem Bisherigen der Contraktionsvorgang auf einen auch an unzweifelhaft leblosen Körpern (z. B. getrockneten oder in absolutem Alkohol erhärteten Bindegewebsfibrillen) zu beobachtenden Process zurückgeführt ist, darf die weitere Analyse des Mechanismus dem Physiker überlassen bleiben. Physiologischerseits würde sich dagegen die weitere Frage erheben, wodurch nun ihrerseits die die physiologischen Contraktionserscheinungen bedingenden Aenderungen im Wassergehalt der Inotagmen veranlasst werden. Hier ist vermuthlich der Punkt wo der Chemiker einzusetzen hat. Doch ist es beim jetzigen Stande unserer Kenntnisse müssig, hierüber weitergehende Vermuthungen zu äussern. —

---

1 W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 63 f. 1867.

# ZWEITES CAPITEL.

# Die Flimmerbewegung.

---

## I. Einleitung.

Als Flimmerbewegung im weitesten Sinne bezeichnet man jede selbständige Bewegung haar- oder blättchenförmiger Anhängsel thierischer und pflanzlicher Zellen. Im engeren Sinne versteht man darunter die regelmässig periodische, schwingende Bewegung kleiner Härchen, welche auf der Oberfläche vieler Zellen, namentlich thierischer Epithelien, eingepflanzt sind. Eine besondere Modifikation der letzteren ist die Bewegung der thierischen Samenfäden.

Mit der Protoplasma- und Muskelbewegung stimmt die Flimmerbewegung darin überein, dass sie wesentlich auf Formveränderungen beruht, durch gewisse Eingriffe (Reize) angeregt werden kann und in ihrem Zustandekommen an die allgemeinen Lebensbedingungen geknüpft ist. Sie unterscheidet sich von der Bewegung des Protoplasma hauptsächlich dadurch, dass die contraktilen Theilchen sich um feste Gleichgewichtslagen bewegen und den normalen Anstoss zur Bewegung — vielleicht mit alleiniger Ausnahme der thierischen Samenfäden — nicht in sich selbst erzeugen, sondern von aussen, von den Zellkörpern auf denen sie eingepflanzt sind, zugeführt erhalten. Sie sind also contraktil aber — von der erwähnten Ausnahme abgesehen — nicht automatisch reizbar. Letztere Eigenschaft kommt in der Regel den Körpern der Flimmerzellen zu, welche dagegen im Allgemeinen nicht selbst contraktil sind. In einigen Fällen wird auch den Zellkörpern der Reiz normalerweise erst von aussen, von anderen Gewebselementen zugeführt, welche wiederum von gewissen Centren aus, willkürlich bezüglich reflektorisch, erregt werden können, somit in Bezug auf die Flimmerzellen die Rolle von motorischen Nerven spielen (Ruderorgane der Ctenophoren z. B.). — Der allgemeinste Unterschied von der Bewegung der Muskelfasern besteht darin, dass die Formveränderung nicht auf allen Punkten desselben Querschnittes gleichzeitig und gleichstark, also nicht symmetrisch in Bezug auf jede durch die Längsaxe des Organes gelegte Ebene, sondern asymmetrisch stattfindet: es erfolgt nicht eine geradlinige Verkürzung bezüglich Streckung, sondern eine Seitwärtskrümmung des Organs.

Wie von den höchstdifferenzirten Formen der Flimmerbewegung zu den niedrigsten, so finden sich auch von diesen zur Protoplasmabewegung alle denkbaren Uebergänge, worüber Näheres im Capitel Protoplasmabewegung mitgetheilt ist.

Geschichtliches. Die ältesten Beobachtungen über Flimmerbewegung wurden im siebenzehnten Jahrhundert in Holland gemacht. 1677 entdeckte der Leidener Stud. med. JOHANNES HAM aus Arnhem in menschlichem Samen lebende, mit Schwänzen versehene „Thierchen". LEEUWENHOEK dem er seinen Fund mittheilte[1], bestätigte denselben, wies die gleichen Elemente im Samen vieler Thiere nach und gab durch seine darauf basirten Theorien Anlass zu dem berühmten Streit der Animalculisten und Ovulisten. Wenige Jahre später (1683) fand ANT. DE HEIDE[2] das Flimmerphänomen auf der Kiemenschleimhaut der Miessmuschel. Nach ihm wurde die Erscheinung, namentlich in der zweiten Hälfte des vorigen und im Anfang dieses Jahrhunderts, bei den verschiedensten, namentlich wirbellosen Thieren nachgewiesen. Die ersten zusammenhängenden Untersuchungen und Darstellungen des Gegenstandes gaben PURKYNE & VALENTIN[3] und W. SHARPEY[4], die zugleich eine Fülle neuer anatomischer wie physiologischer Thatsachen beibrachten. Die wichtigsten Arbeiten, welche seitdem erschienen sind, werden unten in den einzelnen Capiteln Erwähnung finden.

## II. Vorkommen der Flimmerbewegung.

Obschon bei thierischen wie vegetabilischen Organismen verbreitet, kommt Flimmerbewegung doch besonders allgemein im Thierreich vor. Bei den Pflanzen beschränkt sie sich auf niedere Formen (Schwärmsporen von Algen und Pilzen, Spermatozoen von Characeen, Moosen, Gefässkryptogamen). Unter den Protozoen zeichnen sich die Flagellaten und vor allem die ciliaten Infusorien durch eine ausserordentliche Mannichfaltigkeit von Flimmerorganen aus. Bei den Metazoen von den Spongien bis zum Menschen herauf, tritt Flimmerung immer an Epithelzellen gebunden auf, welche meist in grosser Zahl zu einem flächenhaft ausgebreiteten Flimmerepithel aneinander gefügt sind. Dieses fehlt nur den Arthropoden und (nahezu) den Cephalopoden, findet sich bei jeder Art an ganz bestimmten, meist vielen, Körperstellen, ist aber keineswegs überhaupt an bestimmte morphologisch oder physiologisch charakterisirte Körperge-

1 ANTONY VAN LEEUWENHOEK, Sevende vervolg der Brieven enz. Delft. H. VAN KROONEVELD. 4. 113. Brief. p. 65. 1702.

2 ANTONIUS DE HEIDE, Anatome mytili p. 11, 45—48. 1683.

3 PURKINJE et VALENTIN, De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii continui etc. Comment. physiol. Vratislaviae. 4. 1835. — Enthält auf S. 5—34 ein referirendes, sehr vollständiges Verzeichniss der Literatur bis 1835.

4 W. SHARPEY, Cilia, in TODD, Cyclop. of Anat. and Physiol. I. p. 606—638. 1835—36. — S. a. London and Edinburgh new philosoph. Journ. p. 1—16. April 1835.

genden gebunden. — Auch die Samenkörper sind nur modificirte Epithelzellen.

Es flimmern, ganz oder theilweise, u. a. die äussere Oberfläche der Eier, Embryonen und anderer frühen Entwickelungszustände sehr vieler, auch höherer Thiere; die Epidermis (bei vielen Cölenteraten, Würmern, Echinodermen, Mollusken); der Darmkanal, (sehr allgemein bei Cölenteraten, Würmern, Echinodermen, Mollusken, Fischen, Amphibien); die Oberflächen der Respirationsorgane, des Urogenitalapparates u. s. w.

Beim erwachsenen Menschen findet sich Flimmerepithel an folgenden Stellen: Schleimhaut der Nasenhöhle (mit Ausnahme des untersten Abschnittes und der regio olfactoria), Nebenhöhlen der Nase (antrum Highmori etc.), Thränengang, Thränensack, obere Hälfte des Pharynx, Eustachische Trompete, Paukenhöhle (z. Th.), Kehlkopf (vom untern Ende des Kehldeckels abwärts, mit Ausnahme der Stimmbänder), Luftröhre und Bronchien (bis zu den Lungenbläschen exclusive); Uterus (von der Mitte des Halses an aufwärts), Eileiter (bis auf die Aussenfläche der Fimbrien), Kanäle des Nebeneierstockes, Nebenhoden (von den vasa efferentia testis bis gegen das vas deferens), Vesicula prostatica (?), Centralkanal des Rückenmarkes, Hirnhöhlen.

Bei menschlichen Embryonen zwischen dem 4. und 7. Monat hat man auch im Oesophagus und stellenweise in der Mundhöhle und im Magen Flimmerepithel gefunden.[2]

## III. Structur der Flimmerorgane. Bau der Flimmerzellen.

Die Form der Flimmerorgane ist in der Regel die äusserst schlank kegelförmiger Härchen. So bei allen Wimperepithelzellen höherer Thiere, bei den meisten Samenkörperchen, bei vielen niederen Thieren und Pflanzen. Daneben begegnet man auch (bei Wirbellosen) gedrungen kegelförmigen und blättchenförmigen Wimpern, die sich aber immer (durch Druck oder chemische Eingriffe) in Büschel feinster Härchen auflösen lassen. Selten sind anscheinend homogene Membranen (Samenfäden von Salamandern, Tritonen, Bombinator, undulirende Membranen vieler Infusorien).

Die meisten einfachen Flimmerhaare sind kaum messbar dick, mit Ausnahme der Samenfäden selten länger als 0,05 mm. (beispielsweise beim Menschen in der Luftröhre 0,003—0,005 mm., im Nebenhoden 0,022—0,033 mm. lang, nach Kölliker[3]; dagegen bei Ctenophoren in den Ruderplättchen bis über 1 mm.).

---

1 Nähere Angaben s. besonders bei G. Valentin, Artikel Flimmerbewegung in Wagner's Handwörterb. I. S. 486—496. 1842.

2 E. Neumann, Flimmerepithel im Oesophagus menschlicher Embryonen. Arch. f. microscop. Anat. XII. S. 570. 1876; Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen u. s. w. 2. Aufl. S. 853. 1878.

3 A. Kölliker, Handb. der Gewebelehre. 5. Aufl. S. 467 u. 525. 1867.

Sie erscheinen durchaus homogen [1], glatt, farblos, ziemlich stark und dabei sehr deutlich, positiv einaxig, doppelt lichtbrechend. Die optische Axe fällt immer mit der Längsrichtung zusammen.[2]

Alle Flimmerorgane besitzen eine ziemliche Festigkeit, Biegsamkeit und Elasticität. Sie quellen und schrumpfen leicht, unter entsprechenden Aenderungen ihrer optischen und mechanischen Eigenschaften. Dabei ändert sich auch die Form: Bei der Aufquellung wächst der Dickendurchmesser, während der Längsdurchmesser zunächst, und oft sehr beträchtlich, abnimmt.[3] — Erwärmung auf 50 ° C. und höher pflegt sie resistenter und stärker lichtbrechend zu machen. Ebenso wirken alle Lösungen, welche Eiweisskörper coaguliren. Kaustische Alkalien, selbst in sehr verdünnter Lösung, und meist auch concentrirte Essig-, Salz-, Schwefel- und Salpetersäure lösen die Flimmerhaare auf.

Uebrigens bestehen hinsichtlich des Verhaltens gegen chemische Reagentien mancherlei Unterschiede zwischen Flimmerhaaren verschiedener Arten und Lokalitäten, wie schon SHARPEY [4] bemerkte, und KÖLLIKER [5] für Samenfäden speciell nachwies. —

Im Allgemeinen nähert sich das physikalische und chemische Verhalten, wie aus Obigem erhellt, am Meisten dem hyalinen Protoplasmas von grösserer Dichtigkeit. In der That bestehen auch, wie im Capitel Protoplasma gezeigt ist, direkte Uebergänge. Doch ist es nicht rathsam, wie neuerdings Mode, die Flimmersubstanz überhaupt einfach Protoplasma zu nennen, denn in der Mehrzahl der Fälle ist scharfe Unterscheidung sehr wohl möglich.

Alle Flimmerhaare sind auf einer protoplasmatischen Unterlage befestigt. Niemals stellen sie Auswüchse fester Zellmembranen dar. Vielmehr durchbohren sie, wo solche vorhanden, dieselben und wurzeln auf dem unterhalb gelegenen Protoplasma.[6] Sehr häufig (fast alle Flimmerepithelien) sind sie jedoch nicht unmittelbare Fortsetzungen des Protoplasma, sondern ruhen zunächst auf einer dünnen

---

1 A. STUART beschreibt jedoch von den Wimpern des Cirrhenvelums von Opisthobranchiern eine Querstreifung, die er mit der der Muskeln vergleicht. Ztschr. f. wissensch. Zool. XV. S. 99. 1865.

2 TH. W. ENGELMANN, Contraktilität und Doppelbrechung. Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 452 f. 1875. — Die ersten Beobachtungen rührten von VALENTIN her: Die Untersuchungen der Pflanzen- und der Thiergewebe im polarisirten Lichte S. 250 u. 305. Leipzig 1861.

3 Nach eigenen Beobachtungen und Messungen an Cilien vom Frosch, der Auster und verschiedener Infusorien.

4 W. SHARPEY, Artikel Cilia, in TOTT's Cyclopaed. of Anat. and Physiol. I. p. 606. 1835—36. Vgl. auch TH. W. ENGELMANN, Ueber die Flimmerbewegung. Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturw. IV. S. 321. 1868. — Auch separat erschienen. Leipzig 1868.

5 A. KÖLLIKER, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Ztschr. f. wissensch. Zool. VII. S. 201 f. 1855.

6 Am deutlichsten bei niederen Algen und Infusorien zu erkennen.

Schicht einer glashellen, sehr quellungsfähigen, wenig resistenten Substanz, welche in ihrem ganzen Verhalten der Substanz der Cilien sehr nahe steht, aber nicht contraktil zu sein scheint. Diese Schicht liegt, wie der ihr homologe Stäbchensaum der Darmepithelzellen, der nackten Oberfläche des Zellprotoplasma wie ein Deckel glatt auf. Die Deckel benachbarter Wimperzellen berühren sich so innig, dass sie sich in manchen Fällen wie eine Cuticula über weite Strecken abheben.

Nach manchen Beobachtern[1] durchbohren die Cilien diesen Deckel um im darunter liegenden Protoplasma zu endigen. Einzelne lassen sie selbst noch in Form feiner Fasern sich ziemlich weit ins Protoplasma hinein fortsetzen. Ich habe mich niemals hiervon überzeugen können, glaube vielmehr dass jenen Angaben eine, übrigens sehr verzeihliche, optische Täuschung zu Grunde liegt, wie ich anderweitig näher ausgeführt habe.[2] — Wie man in solchen Fortsetzungen ein physiologisches Postulat hat erkennen wollen, ist unverständlich. Blosser Contakt mit dem Zellkörper genügt theoretisch vollkommen.

Die Zahl der auf einer Zelle sitzenden Wimpern ist bei den Flimmerepithelien meist ziemlich beträchtlich, beim Menschen (und Wirbelthieren überhaupt) durchschnittlich etwa 10 bis 20. Sie sind gleichmässig über die Oberfläche vertheilt, durch kaum messbar breite Zwischenräume von einander getrennt.

Bei Wirbellosen kommen auch Epithelzellen vor die, wie viele einzellige Algen, Flagellaten und Samenkörper nur ein einziges, gewöhnlich sehr langes Haar tragen. Man hat diese Formen als Geisselzellen den eigentlichen Flimmerzellen gegenübergestellt. Doch giebt es viele Uebergänge.

Form, Dimensionen und feinerer Bau der Körper der Flimmerepithelzellen bieten nichts Charakteristisches. Bald sind sie cylindrisch, bald mehr platt. Immer umschliessen sie einen runden oder ellipsoidischen bläschenförmigen Kern, der ein oder mehrere Kernkörperchen birgt. Ihr Protoplasma erscheint homogen oder sehr feinkörnig, einfach brechend, frei von gröberen Einschlüssen, nirgends auch von einer deutlichen festen Membran begrenzt. Im lebenden Epithel berühren sie sich so innig dass Grenzen zwischen ihnen nicht wahrnehmbar sind, mechanische Isolation auch nur sehr unvollkommen

---

1 Valentin, Buhlmann, Friedreich, Eberth, Marchi, Stuart, Ranvier u. a. Vgl. Engelmann, Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturw. IV. S. 470 f. 1868.

2 Engelmann, Ueber die Flimmerbewegung. Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturw. IV. S. 471, Anm. 1868. Die dort gegebene Erklärung der Trugbilder findet auch auf die neueren Darstellungen, speciell die von Ranvier (Traité techn. d'histologie p. 242. Paris 1875) volle Anwendung.

gelingt. Beides glückt um so besser je weiter sie im Absterben vorgeschritten sind.

Auf weitere anatomische Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Man vergleiche darüber besonders VALENTIN's Artikel Flimmerbewegung in R. Wagner's Handwörterbuch (der übrigens manches Ungenaue und Irrthümliche enthält) und die Werke über Histiologie. Wegen der Flimmerzellen der Wirbellosen, die vielerlei Verschiedenheiten zeigen, sei noch auf die sehr zahlreiche zootomische Einzelliteratur, wegen der Samenkörper auf den Artikel Zeugung und ausserdem auf LA VALETTE ST. GEORGE's Abhandlung „der Hoden" in STRICKER's „Handbuch der Lehre von den Geweben" verwiesen.

## IV. Erscheinungsweise der Flimmerbewegung bei mikroskopischer Beobachtung.

Bringt man einen Streifen frischen Flimmerepithels, z. B. von der Gaumenschleimhaut des Frosches, in möglichst indifferenter Flüssigkeit (etwa Kochsalzlösung von 0,5%, oder Jodserum) unter das Mikroskop, so findet man bei sofortiger Untersuchung alle Haare in lebhaftester Bewegung. Im günstigsten Falle erscheint die Cilienbekleidung, bei Betrachtung im Profil, als ein zarter, überall gleich hoher Schattenstreif an der Oberfläche des Epithels. Derselbe scheint völlig ruhig zu stehen und verräth seine Bewegung nur durch die reissende Strömung der ihn bespülenden Flüssigkeit, welche in dieser suspendirte feste Theilchen, wie Blutkörperchen und dergl., in rascher Flucht längs der Oberfläche vorbeitreibt. Von einzelnen Härchen ist zunächst Nichts zu unterscheiden. Bald aber bemerkt man, dass von Zeit zu Zeit kleine streifige Lichter und Schatten blitzschnell in dem Saum auftauchen und wieder verschwinden. Anfangs kommen sie nur selten und an wenigen Stellen, allmählich folgen sie sich schneller und an mehr Orten. Bald zeigt der grösste Theil des Saumes ein flimmerndes Wogen und Rieseln und erkennt man hie und da deutlich einzelne Härchen. Häufiger wird dieser Zustand schon unmittelbar nach der Präparation wahrgenommen. — Verlangsamt sich die Bewegung noch weiter, so ist eine genauere Verfolgung und Zergliederung der Erscheinung möglich. Diese lehrt nun Folgendes.

Alle Haare führen regelmässig periodische und rhythmische hin- und herschwingende Bewegungen aus, in Ebenen, welche im Allgemeinen senkrecht auf der Oberfläche der Zellen stehen. Die Bewegungsrichtungen benachbarter Flimmerhaare sind parallel und constant, im Allgemeinen der Längsaxe des betreffenden Organes (Luftröhre, Eileiter z. B.) gleichlaufend, seltener dazu senkrecht.

Jede ganze Schwingung setzt sich aus einer langsameren Rückwärtskrümmung und einer, durchschnittlich nahezu doppelt so schnellen Vorwärtsbeugung zusammen. Alle Wimpern derselben Lokalität schlagen nach der nämlichen Richtung hin schneller, verstärken sich also in ihren mechanischen Wirkungen nach aussen.

Eine interessante Ausnahme von letzterer Regel beobachteten PURKINJE und VALENTIN.[1] Sie sahen an den Nebenkiemen der Muscheln mitunter eine Reihe von Haaren plötzlich, wie mit einem Ruck sich wenden und nun dauernd nach der entgegengesetzten Richtung schneller schlagen. Nicht selten kehrten die Haare nach einiger Zeit durch einen neuen Ruck zur alten Richtung zurück. Auch ich[2] habe diese Erscheinung beim nämlichen Objekt mehrmals gesehen, niemals aber bei Flimmerepithel von Wirbelthieren.

Die Amplitude der Schwingungen variirt sehr mit der Art der Zellen und den äusseren Bedingungen, ist aber bei Flimmerepithelien für alle auf derselben Zelle sitzenden Cilien zur nämlichen Zeit die gleiche. Im günstigsten Falle übertrifft sie hier 90°, gewöhnlich beträgt sie weniger, etwa 20—50°. Man bemerkt, dass die Schwingungen im Allgemeinen nicht um eine auf der Zelloberfläche senkrechte, sondern um eine schiefe Mittellage stattfinden. Diese ist stets nach vorn geneigt, d. h. nach der Seite, nach welcher die Cilien mit grösserer Geschwindigkeit schlagen und dementsprechend der Flüssigkeitsstrom geht. Ihre Neigung kann 20° und mehr betragen.

Formen und Lagen welche jedes einzelne Haar während eines Hin- und Hergangs nacheinander annimmt, sind am Besten bei Betrachtung senkrecht zur Schwingungsebene zu ermitteln. Diese lehrt denn zunächst, dass bei der nämlichen Art von Flimmerepithel in diesem Punkte unter gegebenen Bedingungen eine ziemliche Beständigkeit herrscht. Meist, namentlich bei kurzen Haaren (vieler Wirbelthierepithelien z. B.), deren Bewegung bereits merklich verlangsamt ist, bleibt die Form der Cilien während der Bewegung anscheinend unverändert, steif, gewöhnlich eine nach vorn schwach concav gekrümmte oder auch gerade gestreckte, bei Wirbellosen mitunter, selbst bei längeren Haaren, stärker gebogen, S-förmig z. B. (Muschelkiemen). Das Haar bewegt sich also als ein festes Ganzes hin und her: der Sitz der bewegenden Kraft kann nur an seiner Basis gelegen sein. Von dieser Art kommen alle Uebergänge vor zum „hakenförmigen“ Modus (VALENTIN's motus uncinatus), in

1 VALENTIN, Flimmerbewegung. Handwörterb. d. Physiol. I. S. 513. 1842.
2 Jenaische Ztschr. IV. S. 476. 1868.

dem das Haar während der Vorwärtsbewegung sich nach vorn stark concav krümmt, etwa wie ein Finger bei starker Beugung. — Häufig auch zeigen dieselben Wimperhaare, namentlich wenn sie etwas gequollen sind (z. B. in reinem Wasser, verdünnten Alkalien), noch regelmässiger aber längere Wimpern (vieler Wirbellosen, der Samenfäden) den sogenannten wellen- oder peitschenförmigen Bewegungstypus (motus undulatus VALENTIN). Obschon nun eine derartige Form auch, wenigstens bei sehr biegsamen, längeren Cilien, in derselben Weise wie die erstbeschriebene, durch aktive Bewegungen ausschliesslich an der Basis hervorgerufen sein könnte, so lehrt doch das Vorkommen „hakenförmiger" Krümmungen und das mitunter zu beobachtende Schwingen ausschliesslich der Haarspitzen, bei ruhendem Basalstück, dass die Haare auf allen Punkten ihrer Länge aktiv contraktil sein können. Bei der letzterwähnten Form (die besonders häufig bei Spermatozoen und niederen Organismen, aber auch bei Flimmerepithelien höherer Thiere, Mollusken z. B. beobachtet wird) sind die Bewegungen mehr pendelnd, Hin- und Hergang gleichschnell, auch die Schwingungsebene meist sehr wechselnd. Sie fällt unter den Begriff der „schwankenden" Bewegung (VALENTIN's motus vacillans). — Nur ganz ausnahmsweise bei echten Flimmerepithelien, bei Geisselzellen aller Art dagegen als Regel kommt die „trichterförmige" Bewegung vor (motus infundibuliformis VALENTIN), bei welcher die Spitze des Haares einen Kegelschnitt, das Haar selbst eine Kegeloberfläche beschreibt.[1]

Die Periodicität der Bewegungen zeigt viele specifische Verschiedenheiten. Bei fast allen echten Wimperepithelien, auch bei vielen Geisselzellen, bei den adoralen Wimperspiralen der Infusorien u. a., ist sie eine höchst regelmässige: die einzelnen Perioden haben, solange sich die äusseren Bedingungen nicht ändern, sämmtlich gleiche Dauer, und zwar pflegt diese unter normalen Bedingungen sehr gering zu sein: Die Schwingungen folgen sich so schnell, dass ein continuirlicher Gesichtseindruck entstehen kann. Wenn sie soweit verlangsamt sind, dass ein Zählen eben möglich, beträgt ihre Frequenz doch in der Regel immer noch 6—8 in der Sekunde, wird also im günstigsten Falle erheblich grösser sein.[2] Alle auf derselben

1 In Betreff der verschiedenen Bewegungstypen vgl. besonders VALENTIN im Handwörterb. d. Physiol. I. S. 502f. 1842; ENGELMANN, Jenaische Ztschr. IV. S. 334f. 1868; Contraktilität und Doppelbrechung. Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 436, Anm. 1875. Wegen der „trichterförmigen" Bewegung namentlich W. HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 28f. 1867.

2 C. KRAUSE und namentlich VALENTIN geben für die normale Frequenz viel geringere Werthe an (2—3 in der Sek. VALENTIN). Dass diese zu niedrig sind habe ich gezeigt in der Jenaischen Ztschr. IV. S. 341f. 1868.

Zelle eingepflanzten Cilien schwingen mit gleicher Frequenz und dabei isochron. — Uebrigens ist die Frequenz im höchsten Grade von äusseren Bedingungen (Temperatur, Wassergehalt u. s. w.) abhängig, worüber unten Näheres.

Durch sehr ungleichmässige, durchschnittlich längere Dauer der Perioden (namentlich der Pausen) zeichnen sich die thierischen Samenfäden aus. Hier wechseln auch nicht selten längere Pausen mit Gruppen regelmässiger Perioden ab. Normalerweise findet Letzteres bei den unter dem Einfluss des Willens stehenden Wimpern vieler niederen Thiere statt (Räderorgane der Rotatorien, Schwimmplättchen der Ctenophoren, viele Wimpern ciliater Infusorien u. a. m.). Ganz vereinzelt habe ich dasselbe aber auch beim Flimmerepithel von Austerkiemen beobachtet.

### Coordination der Zellen im Flimmerepithel. Reizleitung.[1]

Die Bewegungen aller zum nämlichen Epithel gehörigen Flimmerzellen pflegen normalerweise mit gleicher Frequenz zu erfolgen, aber nicht isochron, auch nicht ganz regellos, sondern in ganz bestimmter Aufeinanderfolge. Es treten nämlich die Cilien von in einer Reihe neben, bezüglich hintereinander gelegenen Zellen nacheinander in dieselbe Phase, und dies wiederholt sich fortwährend. Hierdurch entsteht das bekannte Bild von über das Epithel durch den Wimpersaum fortlaufenden Wellen, „welches an das Wallen der Aehren eines vom Winde bewegten Kornfeldes erinnert."

Zur ersten Beobachtung, wie zu näherer Prüfung des Phänomens eignen sich besonders die Kiemenleistchen von Bivalven, an deren einander zugekehrten Rändern man immer zwei Wellen in entgegengesetzter Richtung hinlaufen sieht. Auch auf den Schleimhäuten der Wirbelthiere kommt die Erscheinung allgemein, wenn auch in weniger auffälliger Weise vor, da hier die Wellensysteme weniger regelmässig angeordnet zu sein und nur über kürzere Strecken sich auszubreiten pflegen. — Bei den Wirbellosen ist das Phänomen sehr allgemein verbreitet, am bekanntesten wohl von den Räderthieren die ihm ihren Namen verdanken, am sinnfälligsten, schon ohne Mikroskop sichtbar, bei den Ctenophoren.

Die Fortpflanzungsrichtung der Welle pflegt in jedem Falle constant zu sein; doch kommt es auch vor (u. a. bei Ctenophoren, selten bei Muschelkiemen) dass sie in die entgegengesetzte umschlägt. Meist läuft sie der Schwingungsebene der Haare parallel

1 Valentin, a. a. O. S. 504; Engelmann, Jenaische Ztschr. IV. S. 475. 1868. — Vgl. auch Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 278. 1869; XI. S. 477. 1875.

(so auf den Schleimhäuten der Wirbelthiere, dem Rücken der Kiemenleistchen von Muscheln u. a.) und dann normalerweise wie es scheint immer rückwärts, dem an der Oberfläche hinziehenden Flüssigkeitsstrom entgegen; in anderen Fällen (Zellenreihen an den seitlichen Abhängen der Kiemenleistchen der Muscheln u. a.) senkrecht zu dieser. Letztere Fälle sind besonders lehrreich, weil die Haare benachbarter Zellen sich hier nicht berühren können, der sich fortpflanzende Reiz somit nicht in dem mechanischen Stoss einer Cilie auf die nächstfolgende bestehen kann, sondern in einem unsichtbaren Molekularprocess gesucht werden muss, der durch die Zellkörper, bezüglich die verschmolzenen, die Wimpern tragenden Säume, fortgeleitet wird.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle im Epithel ist specifisch verschieden: auf den Schleimhäuten von Wirbelthieren (Frosch), gewöhnlich kaum ein oder wenige Zehntel eines Millimeters in der Sekunde, bald nach der Präparation. Auf den Kiemen der Auster und anderer Bivalven schätzte ich sie oft auf mehr als 0,5 mm. Viel höhere Werthe kommen bei Ctenophoren vor, wo auch sonst die Leitung mehr Uebereinstimmung mit echter Nervenleitung zeigt (s. unten). Die Geschwindigkeit ändert sich mit den äusseren Bedingungen sehr auffällig und immer in gleichem Sinne wie die Frequenz der Schwingungen. Beim Absterben wird der Lauf der Wellen demnach träger; zugleich wird er mehr und mehr unterbrochen, indem einzelne Zellen still stehen oder doch mit geringerer Frequenz als die benachbarten zu schwingen anfangen. Die Wellensysteme werden dadurch immer kürzer und zahlreicher. Schliesslich hat fast jede Zelle ihr eigenes Tempo und zwar ist dies für unmittelbar benachbarte Zellen oft sehr verschieden. Neben ganz ruhenden Zellen begegnet man nicht selten solchen die noch 2—4 Schwingungen in der Sekunde ausführen.

## V. Mechanische Leistungen der Flimmerhaare.

Aus vorstehender Schilderung der Bewegung ergiebt sich bereits, welches im Allgemeinen die mechanischen Leistungen der Wimperorgane sein müssen: entweder nämlich, bei festsitzenden Zellen, Fortbewegung der die Cilien bespülenden Flüssigkeit, oder, bei frei beweglichen Zellen, Fortbewegung der Zellen selbst innerhalb der Flüssigkeit. Ersterer Fall ist bei allen Flimmerepithelien realisirt, ausserdem bei den festsitzenden Formen der Flagellaten, Ciliaten und verwandten niedersten Organismen; letzterer bei den Samenfäden

der Pflanzen und Thiere, bei Schwärmsporen (Zoosporen) und vielen andern beweglichen Jugendzuständen niederer und höherer Organismen (rotirende Eier, flimmernde Embryonen, Larven u. s. w.), sowie bei allen frei beweglichen wimpertragenden Thieren überhaupt (Ciliaten, Ctenophoren, niedere Würmer u. s. w.). — Obschon die Wirkungen der Cilien meist nur mikroskopischer Beobachtung zugänglich sind, erreichen sie doch in manchen Fällen, z. B. auf den flimmernden Schleimhäuten grösserer Thiere, wegen des gleichsinnigen Zusammenwirkens zahlloser Cilien eine auch der unbewaffneten Wahrnehmung direkt zugängliche Grösse.

Schon mit blossem Auge erkennt man, dass die an der Oberfläche einer flimmernden Schleimhaut befindliche Flüssigkeitsschicht in beständiger Strömung begriffen ist. Letztere wird noch deutlicher, wenn man kleine feste Körper aufstreut, z. B. Kohlenpulver, feinvertheilten Zinnober, Blutcoagula. Diese bewegen sich dann mit einer meist ziemlich gleichförmigen Geschwindigkeit vorwärts, deren Grösse (u. a. bei der Rachenschleimhaut des Frosches) über 1 mm. in der Sekunde betragen kann, aber natürlich von sehr vielerlei Umständen abhängt (s. unten).

Wie das Mikroskop direkt zeigt, findet die Strömung immer parallel der Schwingungsrichtung der Haare und zwar nach der Seite hin statt, nach welcher die Wimpern sich schneller beugen. Dementsprechend bewegt sich auf allen flimmernden Schleimhäuten, welche röhrenförmige Organe auskleiden, die an ihrer Oberfläche befindliche Flüssigkeitsschicht in der Längsrichtung des Organs vorwärts und zwar wie es scheint jedesmal nach der Seite hin, nach welcher die specielle Funktion des Organs dies am Zweckmässigsten erscheinen lässt, in den Luftwegen, in Drüsenkanälen z. B. nach aussen, in Mund und Speiseröhre nach innen.

Da die Bedeutung der Flimmerorgane für den Gesammtorganismus in ihren mechanischen Leistungen beruht, ist es wünschenswerth, diese Leistungen — die im Allgemeinen kurz als „Nutzeffekt" bezeichnet werden können — unter verschiedenen Bedingungen zu messen, um so wünschenswerther, als sich aus solchen Messungen auch wichtige Schlüsse auf die Abhängigkeit ergeben können, in welcher die Energie der der Cilienbewegung zu Grunde liegenden Molekularprocesse von verschiedenen Bedingungen steht. In letzterer Beziehung hat man jedoch nicht aus dem Auge zu verlieren, dass derartige Schlüsse keineswegs ohne Weiteres erlaubt sind. Beispielsweise könnten schon Aenderungen des Rhythmus und der Form der Bewegung, ohne Aenderung der Gesammtsumme der von den Zellen

geleisteten Arbeit, die auffälligsten Verschiedenheiten im Nutzeffekt bedingen. Die fortschreitende Strömung an der Oberfläche könnte Null sein, während doch alle Haare in lebhaftester Bewegung begriffen wären. Diess würde beispielsweis eintreten, wenn die Bewegung pendelnd, Hin- und Hergang in Bezug auf Geschwindigkeit und Form gleich wären. Nur ein mikroskopisches Oscilliren der die Wimpern bespülenden Flüssigkeit könnte hier zu Stande kommen, die gesammte von den Zellen geleistete Arbeit würde schon auf der Flimmermembran in Wärme übergehen.

Aus diesem Grunde wäre da, wo es auf Messungen der von den Flimmerzellen in bestimmter Zeit überhaupt producirten Arbeit ankäme, gleichzeitige Bestimmung der entwickelten Wärme nöthig, oder es müsste in jedem Falle die ganze Arbeit in Wärme verwandelt und diese gemessen werden. Es gelang mir jedoch bisher noch nicht, eine eigene Wärmeproduktion flimmernder Epithelmembranen nachzuweisen. Freilich standen mir nur mässig empfindliche (einfache) Thermoelemente zur Verfügung. — In der Regel scheint übrigens, gleiche mechanische Eigenschaften der bespülenden Flüssigkeit vorausgesetzt, innerhalb ziemlich weiter Grenzen Proportionalität zwischen der Energie der Flüssigkeitsströmung und der überhaupt von den Cilien geleisteten mechanischen Arbeit zu bestehen. Denn wie schon früher erwähnt, pflegen Rhythmus und auch Form der Bewegung in jedem einzelnen Falle ziemlich constant zu sein, während dagegen die Frequenz und in gleichem Sinne meist auch die Amplitude sehr variiren.

Zur Messung der mechanischen Leistungen bedient man sich fast ausschliesslich der Schleimhaut des Gaumens und Oesophagus vom Frosch, die hinreichend gross und kräftig, immer in annähernd gleicher Beschaffenheit zu haben und auf die bequemste Weise zu Versuchen aller Art herzurichten ist. Die Strömung auf derselben ist nach dem Magen zu gerichtet. —

In der Mehrzahl der Versuche wurde nur die Geschwindigkeit der Strömung, mittelst sehr leicht beweglicher, der Membran aufgelagerter Körper, gemessen.

Hierzu dienen die folgenden Methoden. Man spannt die Membran mittelst Stecknadeln auf einer glatten Unterlage zu ungefähr ihrer natürlichen Länge und Breite aus und misst nun mit dem Metronom die Zeit welche ein leichtes, vorsichtig auf die Membran aufgesetztes Signal, etwa ein an einem langen dünnen Coconfaden hängender Lacktropfen, nöthig hat um einen gewissen Weg zurückzulegen.[1] Oder man lagert quer über die Membran eine leichte dünne Walze, an der ein über einer Kreistheilung spielender Zeiger befestigt ist, und misst nun die zu einer Um-

---

[1] Vgl. Kistiakowsky, Ueber die Wirkung des constanten und Induktionsstromes u.s.w. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LI. S. 263. 1865; Th. W. Engelmann, Jenaische Ztschr. IV. S. 386 f. 1868, wo die Methode nebst einigen Verbesserungen, die Fehlerquellen und die zu beobachtenden Vorsichtsmassregeln, näher beschrieben sind.

drehung um eine bestimmte Anzahl Grade nöthige Zeit.[1] Unter Benutzung des letztern Princips ist es möglich die Geschwindigkeit der Strömung selbstthätig zu registriren. Diess geschieht mittelst der „Flimmeruhr“ und der „Flimmermühle“.[2] In diesen Apparaten giebt eine von den Cilien in Umdrehung versetzte Axe mittelst eines an ihr befestigten Zeigers (Flimmeruhr) oder Zahnrades (Flimmermühle) in regelmässigen Winkelabständen Gelegenheit zum Ueberspringen elektrischer Funken von einer Metallspitze auf einen mit berusstem Papier bekleideten rotirenden Cylinder. Aus den Abständen der von den Funken gesetzten Marken und der bekannten Rotationsgeschwindigkeit des Cylinders ergiebt sich die Winkelgeschwindigkeit der Axe, die als Maass für die Energie der Strömung betrachtet werden darf. Durchschnittlich variirt diese Geschwindigkeit bei frischen Membranen und gewöhnlicher Temperatur zwischen 1 und 4°. (Der Durchmesser der Walzen betrug 3 mm., das Gewicht des ganzen zu bewegenden Systems bei der Flimmeruhr 2,2 grm., bei der Flimmermühle 6,3 grm.)

Ueber die Kraft der Flimmerbewegung liegen nur wenige Bestimmungen vor. Bezeichnet man als absolute Kraft das Gewicht das durch eine flimmernde Oberfläche von 1 □ ctm. Ausdehnung eben noch merklich fortgeschoben werden kann, so ergiebt sich für diesen Werth aus Messungen von J. WYMAN[3] für die Rachenschleimhaut des Frosches als untere Grenze etwa 336 grm. Die Kraft mit der die Härchen sich nach vorn zu beugen suchen, scheint demnach in diesem Falle sehr gross, von einer Ordnung mit der Muskelkraft zu sein. Doch kommen hier sicher specifische Unterschiede vor.

WYMANN belastete die Rachenschleimhaut in verschiedener Ausdehnung mit wechselnden Gewichten. Bei Berührung einer Oberfläche von 14 □ mm. wurden 48 grm. noch eben merkbar horizontal fortbewegt.

Die Grösse der mechanischen Arbeit welche die Flimmerzellen unter verschiedenen Bedingungen leisten können hat BOWDITCH[4] gemessen. Die höchsten Werthe (bis 6,805 Grammmillimeter per □ ctm. und Minute) wurden erreicht als ein schweres Gewicht (20,534 grm.) eine mässig (1 : 10) geneigte Ebene hinaufbefördert werden musste. Doch ergaben sich hohe Werthe (bis 5,868 Gramm-

1 J. CALLIBURCÈS, Recherch. expér. sur l'infl. exercée par la chaleur sur les manifest. de la contractilité des organes. Compt. rend. XLXII. p. 638. 1858; CL. BERNARD, Leçons sur les tissus vivants p. 140. Paris 1866, wo eine Abbildung des von CALLIBURCÈS benutzten Apparates. Dieselbe findet sich reproducirt in E. CYON, Atlas zur Methodik der physiol. Experim. u. s. w. Taf. XXXVI. Fig. 1.

2 TH. W. ENGELMANN, Flimmeruhr und Flimmermühle. Zwei Apparate zum Registriren der Flimmerbew. Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 493. 1877. Taf. V. u. VI. Taf. V zeigt beiläufig die beiden Apparate in etwa 1/3 der natürlichen Grösse, nicht in 1/5 wie irrthümlich im Text (S. 496) gedruckt ist.

3 JEFFREYS WYMAN, American Naturalist. (Citat nach BOWDITCH, Boston medic. and surg. Journ. 1876. Aug. 10. Das Original war mir nicht zugänglich.)

4 H. P. BOWDITCH, Force of ciliary motion. Boston medic. and surgic. Journal. Aug. 10. 1876. Sep.-Abdr.

millimeter) auch bei verticaler Aufwärtsbewegung eines leichten Gewichtes (0,534 grm.).

BOWDITCH benutzte gleichfalls die Rachenschleimhaut des Frosches. Die belastete Fläche betrug in seinen Versuchen 1,437 □ ctm. Er berechnet dass jede Zelle im Maximum in der Minute eine Arbeit leistete welche genügt hätte ihr eigenes Gewicht 4,253 Meter hoch zu heben. Diess scheint sehr wenig im Verhältniss zu dem was Muskeln leisten können (etwa $^1/_{35}$ von dem was das Herz nach SCHIFF vermag). Wenn man jedoch berücksichtigt, dass keineswegs die ganze Zelle, sondern wesentlich nur die Basalstücke der Wimpern die mechanische Arbeit leisteten, so kommt man zu soviel höheren Werthen, dass man zweifeln könnte auf welcher Seite das Uebergewicht gelegen sei. Ich erinnere in dieser Beziehung noch an die mit grosser Geschwindigkeit und Ausdauer erfolgenden, oft nur durch wenige zarte Wimpern vermittelten Ortsbewegungen vieler, auch grosser Infusorien, Räderthiere und anderer niederer Organismen.

## VI. Elektromotorische Thätigkeit des Flimmerepithels.[1]

Ausser den mechanischen sind mit Sicherheit bisher nur noch elektrische Leistungen von Flimmerepithelien wahrgenommen. — Wird die Rachenschleimhaut des Frosches auf einem Korkrahmen ausgespannt und mit unpolarisirbaren Elektroden nach einem Galvanometer abgeleitet, so zeigt letzterer einen Strom an, der in der Haut von der Ober- nach der Unterfläche gerichtet ist. Bei Ableitung von verschiedenen Punkten verhalten sich Richtung und Kraft der Ströme im Wesentlichen wie die der äusseren Haut des Frosches bei entsprechender Ableitung. Die Kraft erreicht wie da ein Maximum bei gleichzeitiger Ableitung von der Mitte der Ober- und Unterfläche: an möglichst unversehrten Häuten gewöhnlich etwas über 0,01 Daniell, unter Umständen bedeutend mehr. Die Intensität der Ströme ist von einer Ordnung mit der schwächerer Muskelströme (von über 0,01 D. Kraft).

Wird das Epithel durch Abkratzen entfernt, oder durch Quetschung oder Aetzung zerstört, so ist die elektromotorische Thätigkeit für immer aufgehoben. Ebenso wird sie dauernd zerstört durch einen $^1/_2$—1 Minute währenden Aufenthalt der Membran in halbprocentiger Kochsalzlösung von 45° C. oder 5 Sekunden langes Eintauchen in solche Lösung von 70°. Sie ist also an die Anwesenheit des lebendigen Epithels gebunden.

In ihrer Abhängigkeit von verschiedenen Bedingungen zeigt die

1 TH. W. ENGELMANN, Ueber die elektromotorische Wirkung der Rachenschleimhaut des Frosches. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. Nr. 30.

elektromotorische Kraft viele Uebereinstimmung mit der mechanischen Thätigkeit der Zellen (s. unten), aber auch manche Abweichungen, wodurch eine nähere Deutung der Erscheinungen noch auf grosse Schwierigkeiten stösst.

Wasser, Alkalien, Erwärmung steigern, Wasserentziehung, Anästhetica, Abkühlung schwächen die elektromotorische Kraft, wie die Energie der Bewegungen. Nach dem Auswaschen vorher mit 5% Kochsalzlösung behandelter Schleimhäute mit Wasser kehrt die Bewegung früher als die elektromotorische Kraft zurück, ähnlich nach Chloroformeinwirkung beim Ausspülen mit reiner Luft. Hiernach bleibt die Möglichkeit offen, dass nicht, oder doch nicht ausschliesslich die Flimmerzellen der Sitz der elektrischen Thätigkeit sein möchten. Von anderen Gewebselementen könnten nur die zwischen den Flimmerzellen zerstreut sitzenden schleimabsondernden Becherzellen in Betracht kommen. Für die Wirksamkeit dieser spricht einmal ihre sekretorische Thätigkeit, dann der Umstand dass die Mastdarmschleimhaut des Frosches, welche sehr viel Becherzellen aber keine Flimmerzellen aufweist, sich in elektromotorischer Beziehung ganz ähnlich wie die Rachenschleimhaut verhält.[1] Da jedoch die Becherzellen in der Mundschleimhaut in der Minderzahl vorhanden und zwischen den aller Wahrscheinlichkeit nach als gute Nebenschliessung wirkenden Flimmercylindern zerstreut sind, würde man ihnen ganz ausserordentliche Wirkungen zuschreiben müssen, wenn man auf sie allein die grossen Kraftwerthe zurückführen wollte, die mitunter beobachtet werden (bis 0,07 D). Leider glückte es mir bisher nicht Flimmermembranen von hinreichender Grösse zu finden, welche von Becherzellen ganz oder doch hinreichend frei wären. So bleibt die Frage näherer Untersuchung offen.

## VII. Allgemeine Bedingungen der Flimmerbewegung.

### *1. Zusammenhang mit den Zellenkörpern. — Nervöse Einflüsse. — Abhängigkeit vom Zustande des Gesammtorganismus. — „Ueberleben“ der Flimmerzellen.*

Alle Cilien, mit alleiniger Ausnahme wie es scheint der thierischen Samenfäden, bewegen sich nur, solange sie mit ihren Zellkörpern noch in Zusammenhang sind. Und zwar scheint meist der zunächst an der Basis der Härchen befindliche Theil der Zelle zur Erhaltung der Bewegung zu genügen.

Ich sah wenigstens lebhafte Bewegungen bei Zellen von Austerkiemen, deren untere die Kerne enthaltenden Hälften zufällig von den oberen, die Wimpern tragenden Theilen abgelöst waren. Bei zerstückelten oder zerfliessenden Infusorien sieht man oft einzelne Wimpern an denen ein kleiner Rest der Leibessubstanz haften geblieben, noch lange

1 Näheres über diesen Gegenstand soll an anderer Stelle mitgetheilt werden

Zeit in heftiger Bewegung. Dagegen bewegen sich die Schwänze vieler Spermatozoen (vom Frosch z. B.) noch häufig, auch wenn sie völlig vom eigentlichen Körper abgetrennt sind[1], nähern sich also hierin wie in manchen anderen Punkten mehr gewöhnlichen Protoplasmafäden.

An isolirten Wimperepithelien, wie man sie z. B. durch Abschaben flimmernder Schleimhäute leicht in Menge erhält, findet die Bewegung in fast derselben Weise statt, wie bei den noch im normalen Zusammenhang auf der Schleimhaut sitzenden Zellen. Letzterer Umstand hat nur insofern direkte Bedeutung als er die Coordination der einzelnen Zellindividuen bedingt, welche sich in dem früher beschriebenen wellenförmigen Fortschreiten des Reizes äussert. Hierin ist offenbar eine mit Nervenleitung principiell verwandte Erscheinung zu erblicken, wie besonders schlagend die Ctenophoren zeigen.[2] Hier wird der, vermuthlich willkürlich oder reflektorisch erzeugte, Reiz zur Bewegung der Schwimmplättchen, von dem „Sinneskörper" aus durch ganz besondere, auch äusserlich schon an Nervenstränge erinnernde Reihen von Flimmerzellen des Ektoderms fortgeleitet. Physiologisch funktioniren diese Epithelzellenreihen also als echte motorische Nerven. Auch bei anderen Wirbellosen, namentlich da wo die Flimmerbewegung zur willkürlichen Ortsbewegung dient, muss von einer Innervation der Cilien gesprochen werden, ohne dass man desshalb in jedem Falle an Nervenfasern in morphologischem Sinne zu denken hätte. Die Flimmerbewegung auf den Schleimhäuten der Wirbelthiere scheint von Nerven durchaus unabhängig zu sein.[3] Weder Durchschneidung noch Reizung der zu den betreffenden Theilen ziehenden Nervenstämme hat irgend welche nachweisbare Aenderungen der Bewegung zur Folge.

Nach dem bisher Mitgetheilten kann es nicht befremden, dass die Flimmerbewegung wenigstens der höheren Organismen vom Zustande des Gesammtorganismus in hohem Grade unabhängig ist. Sie überdauert das Leben desselben denn auch und zwar mit besonderer Zähigkeit. Nerven- und Muskelreizbarkeit pflegen längst geschwunden zu sein, wenn die Flimmerhaare noch in lebhafter Thätigkeit angetroffen werden.

---

1 Diese leicht zu bestätigende Thatsache haben schon Ankermann und Kölliker hervorgehoben. Ztschr. f. wissensch. Zool. VIII. S. 132; ibid. VII. S. 243.

2 Vgl. Carl Chun, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Mit 2 Taf. Abhandl. d. Senckenberg. Gesellsch. XI. 1878.

3 G. Valentin, Handwörterb. d. Physiol. I. S. 508; S. M. Schiff, Lehrb. der Muskel- u. Nervenphysiologie S. 11. 1858—59. — Vgl. noch G. Schwalbe, Arch. f. microscop. Anat. V. S. 256. 1869, der die Cilien an den Spalten des Kiemensackes einer Ascidienlarve (Perophora) bei leiser mechanischer Erschütterung des Mediums in krampfartigen Stillstand übergehen sah, was möglicherweise auf Nerveneinfluss zurückzuführen.

**Auf der Luftröhrenschleimhaut des Menschen wurde das Phänomen noch drei Tage nach dem Tod, bei Kaltblütern (Schildkröte, Frosch) noch mehrere Wochen danach gefunden. Noch auf faulenden, dem Zerfliessen entgegengehenden Schleimhäuten von Fröschen kommt es gelegentlich vor.**[1]

### *2. Temperatur.*

Die Temperaturgrenzen innerhalb welcher die Bewegung stattfindet liegen im Allgemeinen zwischen etwa 0° und 45° C. Bei Warmblütern hört dieselbe nach Purkyné und Valentin zwischen 6 und 12° auf, bei Kaltblütern erst um Null herum. Auch das Maximum, bei dessen Ueberschreitung die Bewegung auch unter den sonst günstigsten Bedingungen sofort erlischt, scheint für Warmblüter allgemein einige Grade höher (etwa bei 45°) zu liegen, als für Kaltblüter (Frosch, Mollusken z. B. bei etwa 40°).[2] Innerhalb der angegebenen Grenzen wirkt Temperatursteigerung beschleunigend, Abkühlung verzögernd. Die Aenderungen betreffen hauptsächlich die Frequenz (speciell die Schwingungsdauer, nicht so sehr die Pausen zwischen den einzelnen Schwingungen). Excursionsweite, Modus und Rhythmus erleiden weniger Schwankungen. Der Nutzeffekt ändert sich dementsprechend im Sinne der Frequenz.

In jedem Falle giebt es eine gewisse Temperatur, das Optimum, bei welcher die Bewegung bei anscheinender Möglichkeit unbeschränkter Fortdauer ein Maximum der Geschwindigkeit und Energie erreicht. Diess Optimum liegt immer einige Grade unter dem Maximum. Wird es überschritten, so pflegt zwar die Bewegung zunächst noch lebhafter zu werden, erlischt jedoch nach einiger Zeit und zwar um so früher, je näher die herrschende Temperatur dem Maximum liegt. Dieser Stillstand, die vorübergehende Wärmestarre (Wärmetetanus, Wärmescheintod), tritt hauptsächlich durch Verkleinerung der Schwingungsweite ein; die Frequenz wächst meist bis kurz vorher. Die Lage in welcher die Cilien zur Ruhe kommen, entspricht bei Flimmerepithelien stets dem Zustand stärkster Vorwärtsbeugung. Der Scheintod kann anfangs durch Abkühlung wieder beseitigt werden, geht aber bei längerer Dauer in wirklichen Tod

---

1 Näheres hierüber bei Valentin im Handwörterb. d. Physiol. I. S. 510; Engelmann, Jenaische Ztschr. IV. S. 343, 464. 1868.

2 Die, auf Versuchen mit Calliburcès Apparat beruhende Angabe Cl. Bernard's (Leçons sur les tissus vivants 1866. p. 146), dass die Energie der Bewegung bis 50 oder 60° zunimmt, danach allmählich sinkt um bei 80° ganz zu schwinden, ist durchaus irrthümlich, erklärt sich aber unter der Annahme dass der Thermometer des Apparates der Membran vorausging, was namentlich bei etwas raschem Erwärmen leicht geschehen musste.

über (dauernde Wärmestarre). Dieser tritt unausbleiblich und sofort ein bei Erwärmung der Zellen auf eine nur wenige Grade über dem Maximum gelegene Temperatur, das Ultramaximum (48° beim Frosch).

Während in der vorübergehenden Starre die Zellkörper ihr gewöhnliches Aussehen behalten, trüben sie sich mit Eintritt des Wärmetodes durch Ausscheidung von Eiweiss. Säurebildung findet dabei nicht nachweisbar statt. Die Cilien selbst werden etwas stärker lichtbrechend, aber nicht körnig oder varikös.

Die durch Abkühlung unter das Maximum hervorgerufene Kältestarre kann bei Erwärmung wieder weichen, falls nicht die Cilien festgefroren und dann beim Aufthauen zerstört waren. Doch können auch zu Eis gewordene Flimmerhaare unter Umständen ihre Bewegungen später wieder aufnehmen[1], wenn die Temperatur nicht unter eine gewisse Grenze (Ultraminimum) sank. Letztere betrug in Beobachtungen von Roth[2] an Anodonta — 6°, von Mantegazza[3] an menschlichem Sperma — 17° C.

Ueber den Einfluss der Erwärmung und Abkühlung hat schon Spallanzani[4] im vorigen Jahrhundert an Spermatozoen Versuche angestellt. Beim Flimmerepithel haben zuerst Purkyně und Valentin[5] Beobachtungen, namentlich über die obere und untere Grenze gesammelt. Ihre Angaben sind später durch Calliburcès, Roth, Stuart und mich vervollständigt worden. — Calliburcès[6] mass zuerst die Geschwindigkeit der Strömung bei verschiedenen Temperaturen. Der Zeiger seines Apparates drehte sich (im Mittel aus Versuchen an 52 Schleimhäuten) bei 28° C. etwa 6mal schneller als bei 12 bis 19° C. Graphische Darstellungen der Abhängigkeit von der Temperatur erhielt ich mittelst der Registrirmethode.[7]

### 3. *Wassergehalt.*

Jede merkliche Aenderung des Wassergehaltes der Flimmerorgane pflegt von auffälligen Aenderungen der Bewegung, speciell der Frequenz und Amplitude und damit des Nutzeffektes, begleitet zu sein. Erhöhung des Wassergehaltes über das normale Maass durch Verdünnung des normalen Mediums mit reinem Wasser, lässt alle

1 Valentin, im Handwörterb. d. Physiol. I. S. 511; Schiff, Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiologie S. 12; Mantegazza, Sullo spermo umano. Rendic. del reale istit. lomb. II. p. 183. 1867.

2 Roth, Ueber einige Beziehungen des Flimmerepithels zum contrakt. Protoplasma. Arch. f. pathol. Anat. XXXVII. S. 184. 1867.

3 Mantegazza a. a. O.

4 Spallanzani, Description des petits vers spermatiques de l'homme et de divers animaux in Opusc. de physique anim. et végét. II. p. 1. 1777.

5 Purkyně et Valentin, De phaenomene etc. p. 70 f.

6 Calliburcès, Compt. rend. 1858. p. 639.

7 Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 501 f. Taf. VI. Fig. 1 u. 2. 1877.

drei wachsen. Der Zuwachs kann so erheblich sein, dass bereits bei gewöhnlicher Temperatur das überhaupt mögliche Maximum der Energie erreicht wird, Erwärmung also keine weitere Steigerung hervorruft. Ueberschreitet der Wassergehalt eine gewisse Höhe, so erlischt die Bewegung allmählich, wo dann die Cilien (des Flimmerepithels) in vorübergebeugter Stellung, wie in Wärmestarre, stehen bleiben, Zellen und Haare aber gequollen, durchsichtiger, weicher, die Kerne als prall gefüllte helle Bläschen erscheinen. Diese Wasserstarre kann durch Wasserentziehung (Verdunstung, Zusatz von Lösungen indifferenter krystalloider oder überhaupt stark wasseranziehender Stoffe wie Kochsalz, Zucker, Glycerin — nicht Colloide —) aufgehoben werden, falls er nicht zu lange bestanden oder die Quellung gleich anfangs über ein gewisses Maass gestiegen war. — Umgekekrt sinken Schnelligkeit, Amplitude und Effekt der Bewegung unter entsprechenden Aenderungen des Volums, der optischen und mechanischen Eigenschaften der Flimmerorgane, wenn der Wassergehalt der Cilien und Zellen durch übrigens indifferente Mittel (wie die oben genannten) unter das normale Maass herabgedrückt wird. Unter den Erscheinungen der Schrumpfung tritt, wiederum in vorübergebeugter Haltung der Wimpern Stillstand ein, Trockenstarre, deren niedere Grade durch Quellung herbeiführende Mittel (Wasser, Alkalien), Wärme, elektrische Reize, oft auch, wenn schon meist weniger wirksam durch äusserst verdünnte Säuren, Aether und Alkohol aufgehoben werden können.

Im Einzelnen zeigen selbstverständlich verschiedene Wimperarten vielerlei Unterschiede. Von grösster Bedeutung sind in dieser Hinsicht die osmotischen Eigenschaften des Mediums, an welches die Cilien gewöhnt sind. Schon SHARPEY[1] hat derartige Unterschiede hervorgehoben. Beispielsweise gerathen in reinem Wasser Flimmerzellen von den Schleimhäuten der Wirbelthiere sehr bald (meist nach einigen Minuten) nach heftigster Beschleunigung in Starre, solche die normaler Weise von Seewasser bespült sind, (die Austerkiemen z. B.) werden augenblicklich unter rapidester Quellung zerstört, während die entsprechenden Wimpern von Süsswasserbewohnern darin viele Stunden lang fortleben. Es ist übrigens eine Akkommodation an sehr weit auseinanderliegende Concentrationen (beispielsweise von 0,1 % an 4 %, von 3 % an 12 % Kochsalz) möglich, falls die Aenderung äusserst langsam, im Lauf von Wochen, herbeigeführt wird.[2]

---

1 W. SHARPEY, in Todd's Cyclop. I. p. 634 f. 1835—36.
2 Die Belege hierfür habe ich im Capitel Protoplasmabewegung mitgetheilt.

Den Einfluss des Quellungszustandes und seiner Aenderungen auf die Cilienbewegung haben zuerst ANKERMANN[1] (1854) und danach in gründlichster Weise KÖLLIKER[2] bei den Samenfäden gewürdigt und durch zahlreiche Versuche dargethan. KÖLLIKER betonte u. A. das gänzlich verschiedene Verhalten derselben gegen reine wässerige Lösungen colloider und krystalloider Stoffe (erstere wirken wesentlich wie reines Wasser), zeigte, dass schnell diffundirende übrigens indifferente Salze z. B. ($NaCl$, $KaCl$, $NH_4Cl$, $KNO_3$, $NaNO_3$) schon in viel geringerer Concentration als langsam diffundirende z. B. ($Na_2SO_4$, $BaCl_2$, $MgSO_4$) anfangen schädlich zu wirken, wies nach dass Wasserstarre ebenso durch Wasserentziehung, wie nach ANKERMANN's Entdeckung Trockenstarre durch Quellung zu beseitigen sei. Ueber Flimmerepithelien wurden später in gleicher Richtung Versuche von ROTH[3], STUART[4] und mir[5] angestellt. Den Einfluss des Quellungszustandes auf die Energie der Strömung registrirte ich mittelst Flimmeruhr und Flimmermühle.[6]

## 4. *Sauerstoff.*

Wie alle Lebensvorgänge ist die Flimmerbewegung mit Sauerstoffverbrauch verknüpft. Im völlig O-freien Medium tritt allmählich Stillstand ein, der falls nicht noch besondere Schädlichkeiten einwirkten anfangs immer durch Sauerstoffzutritt und nur durch diesen wieder beseitigt werden kann. Keineswegs jedoch ist in jedem einzelnen Augenblick die Anwesenheit freien (bezüglich dissociirenden) Sauerstoffes zum Zustandekommen der Bewegung nöthig. Vielmehr erhält sich dieselbe auch in völlig sauerstrofffreier Umgebung, wennschon mit allmählich abnehmender Frequenz und Amplitude, noch längere Zeit, unter sonst günstigen Umständen bisweilen eine Reihe von Stunden. Noch bei tief unter dem normalen liegenden Partiardruck des Sauerstoffes scheint die Bewegung aller Cilien unbegrenzt und nur wenig geschwächt fortdauern zu können. Offenbar binden also die Flimmerzellen den Sauerstoff chemisch und wird diese Verbindung, von der die Zellen unter normalen Bedingungen einen gewissen Vorrath besitzen müssen, beständig zu Bewegungszwecken verbraucht.

Steigerung der Sauerstoffspannung, auch oberhalb des normalen

---

1 ANKERMANN, De motu et evolutione fibr. sperm. ranae. Diss. inaug. Regiomont. 1854. S. a. Ztschr. f. wissensch. Zool. VIII. 1. S. 129 f. 1856.

2 KÖLLIKER, ibid. VII. S. 205 f., 229 f., 234 f., 240 f., wo auch die älteren Arbeiten von DONNÉ, KRÄMER, VALENTIN, R. WAGNER, QUATREFAGES, NEWPORT, ANKERMANN, MOLESCHOTT u. a. besprochen sind.

3 ROTH, Arch. f. pathol. Anat. XXXVII. S. 184. 1867.

4 AL. STUART, Ueber die Flimmerbewegung. Dissert. Dorpat 1867; Ztschr. f. rat. Med. S. 288. 1867.

5 ENGELMANN, Jenaische Ztschr. IV. S. 343 f., 434 f., 446 f., 460 f. 1868.

6 Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 506 f. Taf. VI. Fig. 5. 1877.

Werthes der Spannung, ruft zunächst eine (meist nur geringe und vorübergehende) Beschleunigung hervor. In reinem Sauerstoff sah ich die Bewegung beim Frosch mehrmals früher als in gewöhnlicher Luft erlöschen.[1] Unter sehr hohem Druck (über 8 Atmosphären O) verlangsamt sie sich, unter Umständen bis zu völligem Stillstand, der bei Nachlass der O-Spannung wieder weichen kann. — Aktiver Sauerstoff (Ozon) wirkt unter allen Umständen, wie ja allgemein auf lebendige Zellen, als ein starkes Gift, etwa wie Chlor oder salpetrige Säure. Ein Gegengift giebt es nicht.[2]

Sharpey[3] beobachtete bereits dass das Flimmerphänomen auf den Kiemen der Froschlarven ungehindert in ausgekochtem Wasser fortbesteht und Cl. Bernard[4] gab an, dass die Bewegung auf der Speiseröhrenschleimhaut des Frosches im Vakuum, in N, $CO_2$ und O genau so wie in atmosphärischer Luft fortdauere (was übrigens nicht richtig ist). Den ersten experimentellen Beweis, dass O für die Erhaltung der Flimmerbewegung unerlässlich sei, lieferte W. Kühne[5] für Flimmerzellen von Anodonta. Verdrängte er die atmosphärische Luft in der feuchten Kammer durch reinen Wasserstoff, so hörte die Bewegung nach einiger Zeit auf, um bei Zumischung äusserst geringer Mengen Sauerstoffs sofort wieder zu beginnen. Kühne überzeugte sich mittelst des Spektroskopes bei Zellen die in Oxyhämoglobinlösung lagen, dass der Stillstand erst dann eintrat, wenn alles Hämoglobin reducirt war. Doch meinte er dass ohne gleichzeitige Anwesenheit freien oder locker gebundenen Sauerstoffes die Bewegung überhaupt nicht stattfinden könnte. Ich zeigte dann, dass diess sehr wohl möglich sei und theilte Näheres mit in Betreff der Abhängigkeit in welcher die Bewegung vom Grade der Sauerstoffspannung, unter sehr verschiedenen Verhältnissen, steht.[6] Die Thatsache des Sauerstoffbedürfnisses wurde für verschiedene Arten von Flimmerzellen (von Wirbelthieren, Wirbellosen, Spermatozoen des Frosches) bestätigt.

Ueber den Einfluss comprimirten Sauerstoffes liegen Versuche von Tarchanoff[7] vor. Nach ihm wird die Lebensfähigkeit der Cilien des Flimmerepithels vom Frosch bei 10 Atmosphären Luftdruck oder 3 bis 6 Atmosphären Sauerstoffspannung nicht aufgehoben. Im hiesigen Laboratorium durch van Overbeek de Meyer am selben Objekt, wie an Wim-

---

1 Jenaische Ztschr. IV. S. 374. 1868.

2 D. Huizinga, Ueber die Einwirkung einiger Gase auf Flimmer-, Blut- und Eiterzellen. Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 4. S. 50. 1868; Th. Abrahamsz, Eenige proeven omtr. de werking van ozon etc. Onderz. ged. in het physiol. laborat. der Utrechtsche hoogeschool. Tweede R. III. S. 389. 1870. Betrifft Flimmerzellen und Samenfäden und geht namentlich auf die merkwürdigen morphologischen Veränderungen der letzteren durch Ozon ein.

3 Sharpey, Todd's Cyclopaed. I. p. 606. 1835—36.

4 Cl. Bernard, Leçons sur les tissus vivants p. 147. 1866.

5 W. Kühne, Ueber den Einfluss der Gase auf die Flimmerbewegung. Arch. f. microscop. Anat. S. 372. 1866.

6 Jenaische Ztschr. IV. S. 369—375, 441 f., 451 f., 465 f. 1868.

7 Tarchanoff, Arbeit. d. St. Petersburger Ges. d. Naturf. VII. p. CXXII. 1876. Citirt nach Hofmann u. Schwalbe's Jahresbericht V. S. 22. 1877.

pern von Austerkiemen und Samenfäden angestellte Versuche gaben das im Text geschilderte Resultat.

### 5. *Andere chemische Bedingungen. — Wirkung von Alkalien und Säuren. Anaesthetica. Gifte.*

Ausser den bisher genannten ist wie es scheint die einzige für das Zustandekommen der Bewegung noch unerlässliche äussere Bedingung eine von der neutralen nicht weit abweichende Reaktion des Mediums. Bei Gegenwart freier Alkalien tritt unter Quellung, bei Gegenwart freier Säuren, auch von $CO_2$, unter Trübung der Zellen Verzögerung endlich Stillstand der Bewegung ein, der in seinen schwächeren Graden dann durch Neutralisation (die Kohlensäurelähmung schon durch Auswaschen mit Luft oder anderen indifferenten Gasen) beseitigt werden kann. Die Cilien stehen (beim Wimperepithel des Frosches) in vornübergeneigter Lage still, wie bei anderen Arten der Starre. Im Allgemeinen wirken freie Alkalien und basische Salze der Alkalien erst in höheren Concentrationsgraden als Säuren oder saure Salze schädlich, wie ja auch die normale Reaktion der die Flimmerepithelien tränkenden Ernährungsflüssigkeit ebenso wie die des Samens meist eine deutlich alkalische ist.

Der hemmenden Wirkung geht unter manchen Bedingungen eine befördernde voraus, die namentlich den kaustischen Alkalien ziemlich allgemein und in sehr hohem Maasse eigen zu sein pflegt, aber auch vielen Säuren ($CO_2$, Ameisen-, Milch-, Essig-, Oxalsäure auch HCl, $SO_4H$, $NO_3H$), und zwar zum Theil unter ganz gleichen Bedingungen zukommt, also, wenigstens im letzteren Falle, nicht auf Neutralisation beruhen kann. Gegen letztere oft geäusserte Vermuthung spricht in anderen Fällen auch der Umstand, dass die anregende Wirkung von der zuvor herrschenden Reaktion ganz unabhängig ist. Ferner versagen beispielsweise kohlensaure Alkalien, kaustischer Kalk und Baryt in vielen Fällen vollständig, wo kaustische Alkalien sehr intensiv beschleunigen. — Bei letzteren kommt sicherlich ein wesentlicher Theil der Wirkung auf ihre quellungbefördernden Eigenschaften. Denn sie regen die Bewegung niemals an wo sie (z. B. durch reines Wasser) unter Erscheinungen von Quellung schon abgenommen hat, immer aber da wo die Hemmung in Wasserentziehung ihren Grund hatte, also da wo auch reines Wasser anregend wirkt. Säuren dagegen können in beiden Fällen anregend wirken; da sie aber schon in sehr geringer Concentration Eiweisscoagula in den Zellen erzeugen,

welche rein mechanisch schon die Bewegung der Cilientheilchen stören müssen, so begreift es sich, dass bei ihnen die hemmende Wirkung leichter und häufiger zur Beobachtung kommt.

Nachdem die früheren Untersucher immer nur von schädlichen Wirkungen saurer und alkalischer Flüssigkeiten berichtet hatten, entdeckte R. Virchow [1] am Flimmerepithel einer menschlichen Luftröhre die anregende Wirkung von Kali und Natron. Dem Ammoniak schrieb er nur lähmenden Einfluss zu, was später jedoch nicht bestätigt ward. Bei den Samenfäden von Hermella hatte schon einige Jahre früher A. de Quatrefages [2] auf Zusatz einer Lösung von $1/40$ kaustischem Kali eine Beschleunigung der Bewegungen zu bemerken geglaubt. Kölliker [3] bestätigte bald darauf durch höchst umfassende Untersuchungen die Virchow'sche Entdeckung für die Samenfäden vieler Thiere, erkannte die den fixen Alkalien wesentlich gleiche Wirkung des Ammoniak und stellte die Bedingungen fest unter welchen diese Stoffe anregend oder lähmend wirken. Die auf Flimmerepithel bezüglichen Angaben wurden später durch Kühne [4] (Einfluss saurer und alkalischer Dämpfe), Roth [5], Stuart [6], Huizinga [7] und mich [8] selbst bestätigt und erweitert. Ich fand die specifisch anregende Wirkung der Säuren [9], und wies den Einfluss des Ammoniak und der Kohlensäure mittelst der graphischen Methode nach.[10]

In Bezug auf den Einfluss anderer chemischer Agentien als der bisher genannten beschränke ich mich darauf Folgendes zu erwähnen.

Aether, Alkohol, Schwefelkohlenstoff[11], Amylnitrit[12] steigern Frequenz und Energie der Bewegungen (beim Flimmerepithel von Wirbelthieren, den Samenfäden des Frosches u. a.), namentlich wenn dieselben in reinem Wasser oder in etwas zu concentrirten, übrigens indifferenten Medien abgenommen hatten. Bei etwas stärkerer Einwirkung führen sie zum Stillstand in vornübergebeugter Haltung der Cilien, unter Trübung der Zellen. Anfangs belebt Aus-

---

1 R. Virchow, Ueber die Erregbarkeit der Flimmerzellen. Arch. f. pathol. Anat. VI. S. 133. 1854.

2 A. de Quatrefages, Rech. expér. sur les spermat. des Hermelles et des Tarets. Ann. des scienc. natur. 1850. p. 116.

3 Kölliker, Ztschr. f. wissensch. Zool. VII. S. 181 u. 201. 1856.

4 Kühne, Arch. f. microscop. Anat. S. 372. 1866.

5 Roth, Arch. f. pathol. Anat. XXXVII. S. 184. 1867.

6 Stuart, Ztschr. f. rat. Med. 1867. S. 288.

7 Huizinga, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 49.

8 Engelmann, Jenaische Ztschr. IV. S. 343f. 1868.

9 Ebenda, vgl. namentlich S. 344, 351, 353—364, 447—450.

10 Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 508 u. 510. Taf. VI. Fig. 6 u. 10. 1877.

11 Jenaische Ztschr. IV. S. 375—379. 1868 (Flimmerepithel vom Frosch), S. 442—443 (von Muscheln). S. 452—453 (Samenfäden des Frosches). Hier sind auch die älteren, nur die schädlichen Wirkungen obiger Stoffe meldenden Arbeiten von Purkyně u. Valentin, Ankermann, Kölliker, Claude Bernard, Huizinga citirt

12 Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 508—510. Taf. VI. Fig. 7—9. Hier ist der Einfluss von Aether, Chloroform und Amylnitrit nach Versuchen mit der Flimmeruhr und -mühle graphisch dargestellt.

waschen mittelst Luft oder anderen unschädlichen Gasen, unter Verschwinden der Trübung. Die Bewegung kann dann die anfängliche Höhe nahezu wieder erreichen; doch bleibt sie meist etwas geschwächt. Die Erscheinungen sind also in soweit wesentlich wie bei der Kohlensäurevergiftung. Inzwischen helfen bei höheren Graden der Lähmung Alkalien nichts, welche doch einen Kohlensäurestillstand, der sonst nicht weichen will, häufig noch beseitigen. — Chloroform wirkt wie Aether, nur vermisste ich immer die Beschleunigung; auch hinterblieben weniger leicht schädliche Wirkungen.

Specifische Gifte für die Flimmerbewegung scheint es nicht zu geben. Veratrin, Strychnin, Atropin, Eserin, Curare, Chinin, Morphium, Blausäure und ihre Verbindungen wirken soweit untersucht, nicht nachtheiliger als Lösungen anderer Stoffe von gleichen osmotischen Eigenschaften und gleicher Reaktion.[1]

Ausnahmen hiervon findet man begreiflicherweise da .wo die Flimmerbewegung unter entschieden nervösen Einflüssen steht, z. B. wo sie der willkürlichen Ortsbewegung dient. In keinem dieser Fälle ist aber ein direkter giftiger Einfluss eines der genannten Stoffe auf die Substanz der Flimmerzellen bezüglich der Cilien nachgewiesen. Neue Untersuchungen sind übrigens wünschenswerth.

## VIII. Einfluss elektrischer Ströme.

Die Wirkungen elektrischer Ströme sind bisher nur an der Rachenschleimhaut des Frosches hinreichend ausführlich untersucht worden, auf die sich denn auch die folgenden Angaben, sofern nicht etwas anderes gemeldet ist, beziehen. Darf man nun auch erwarten dass andere Objekte, speciell andere flimmernde Epithelien höherer Thiere, im Wesentlichen dieselben oder ähnliche Resultate geben werden, so ist doch vor weitgehenden Verallgemeinerungen ausdrücklich zu warnen. Schon beim Flimmerepithel von Muschelkiemen verhält sich — nach gelegentlichen Beobachtungen — manches ganz anders und vollends wird diess der Fall sein, wo die Cilien sich unter entschieden nervösen Einflüssen bewegen.

Der Effekt der elektrischen Reizung zeigt nun — und diess scheint ganz allgemein zu gelten — sehr viel Uebereinstimmung mit der Wirkung schneller Temperaturerhöhungen. Doch lässt er sich nicht, oder doch höchstens zum kleinen Theil auf solche zurück-

---

1 Vgl. Purkyne et Valentin a. a. O. S. 74 f., Valentin im Handwörterb. d. Physiol. I. S. 512; Sharpey in Todd's Cyclopaed. I. S. 634; Kölliker, Ztschr. f. wissensch. Zool. VII. S. 218; Engelmann, Jenaische Ztschr. IV. S. 379 f., 443 u. 453.

führen. In vielen Fällen, namentlich dann, wenn die Bewegung unter sehr günstigen Bedingungen bereits sehr hohe Energie besitzt, fehlt jeder nachweisbare Einfluss, vorausgesetzt dass die Intensität der angewandten Ströme nicht so gross ist, dass die Zellen zerstört werden. In anderen Fällen ist ein Erfolg sehr merkbar und zwar kann derselbe, wie der der Erwärmung je nach den Bedingungen entweder in einer Anregung oder in einer Hemmung von vorübergehender Dauer bestehen. Beide, einander entgegengesetzte Wirkungen zeigen in Bezug auf Verlauf, Abhängigkeit von Art, Stärke, Dauer u. s. w. der elektrischen Reizung wesentliche Uebereinstimmung, unterscheiden sich gleichsam nur durch das Vorzeichen.

Eine anregende Wirkung tritt hauptsächlich dann ein, wenn die Bewegung in den natürlichen Flüssigkeiten „von selbst" oder, was meist dasselbe bedeutet, unter dem Einfluss schwach wasserentziehender Lösungen übrigens indifferenter Stoffe etwas träge geworden, bezüglich zur Ruhe gekommen ist. Dies ist der gewöhnliche, darum auch am eingehendsten untersuchte Fall. —

Die hemmende Wirkung wird in den Fällen beobachtet, wo die Bewegung unter Erscheinungen von Aufquellung der Zellen und Cilien (z. B. durch reines Wasser, verdünnte Alkalien) abgenommen hatte. Meist ist dann auch eine Steigerung der Quellung infolge der Reizung mikroskopisch wahrzunehmen.

Der physiologische Effekt der Reizung besteht immer in einer Steigerung bezüglich Schwächung der periodischen Thätigkeit, nicht im Auslösen bezüglich Unterdrücken einzelner Bewegungen, wie bei den Muskeln. Rhythmus und auch wohl der Modus bleiben im Allgemeinen dieselben; nur die Dauer der Perioden (Frequenz) und die Amplitude und damit der Nutzeffekt ändern sich. Speciell variirt die Geschwindigkeit des Hin- und Herganges, eine Veränderung der (übrigens normalerweise nicht messbar langen) Pause zwischen beiden hat nicht nachweislich statt.

Manche Flimmerhaare von Wirbellosen verhalten sich dagegen mehr wie Muskeln. So beugen sich die grossen Wimperhaare der seitlich längs der Kiemenleistchen der Bivalven hinziehenden Zellenreihen, welche das wellenförmige Fortschreiten der Bewegung so schön zeigen, infolge eines Induktionsschlages sämmtlich gleichzeitig, mit einem Ruck, nach vorn und verharren in dieser Stellung wie in einem Krampf, um so länger, je stärker der Reiz war.

Folgende Regeln nun, die wie man bemerken wird, mit einigen Ausnahmen dieselben sind, die auch für andere elektrisch reizbare Elemente gelten, lassen sich nach den bisher gesammelten Erfahrungen aussprechen.

Die Wirkung elektrischer Ströme erstreckt sich nur auf die direkt durchströmten Zellen. Gleiche Stromdichte vorausgesetzt, findet sie auf allen Querschnitten der intrapolaren Strecke gleichmässig statt. — Nur nach plötzlichen, positiven oder negativen Dichtigkeitsschwankungen tritt Erregung ein, bei Anwendung constanter Ströme (allgemein von Strömen geringerer Intensität), jedoch im Allgemeinen nur dann, wenn der Strom länger geschlossen blieb als zum Ablauf der Schwankung nöthig. Die zur Erregung nöthige Schliessungsdauer (welche grössere Bruchtheile einer Sekunde übersteigen kann) ist um so kürzer je stärker der Strom. Mit der Schnelligkeit und dem Umfang der Dichtigkeitsschwankung wächst innerhalb gewisser Grenzen der Effekt. Beim Einschleichen in einen Strom beliebiger Stärke bleibt derselbe aus (Beweis gegen die thermische Natur der Stromwirkungen). Positive Dichtigkeitsschwankungen wirken stärker als negative.

Der Erfolg tritt erst nach einem Stadium „latenter Reizung" ein, das, um so kürzer je stärker der Reiz, im äussersten Falle mehrere Sekunden andauern kann; er wächst dann, um so steiler und höher je kräftiger der Reiz, durchschnittlich binnen wenigen Sekunden zu einem Maximum, auf dem er bei anhaltender oder nach sehr starker momentaner Reizung einige Zeit verharren kann, um danach allmählich auf Null herabzugehen. Nach starker Reizung hinterbleibt mitunter eine längere Schwächung.

Einzeln unwirksame Reize können sich zu merkbarer Wirkung verstärken, wenn sie in nicht zu kurzen Pausen (durchschnittlich wenigstens einige Reize in der Sekunde) aufeinanderfolgen. — Nach Oeffnung herrscht kurze Zeit erhöhte Empfindlichkeit für Schliessung eines entgegengesetzt gerichteten Stromes.

Sehr starke Induktionsschläge oder Entladungen der Flasche u. s. w. tödten die Zellen, die dabei trübe werden, während die Cilien schräg vorn übergebeugt zur Ruhe kommen.

Während ältere Beobachter [1] nur zu negativen Resultaten gekommen oder doch nur nachtheilige Wirkungen gesehen hatten, die sie den elektrolytischen oder thermischen Effekten der Ströme zuschrieben, wies zuerst Kistiakowsky [2] nach, dass sowohl der constante Strom als abwechselnd gerichtete Induktionsschläge die Flüssigkeitsströmung an der Oberfläche der Rachenschleimhaut des Frosches zu beschleunigen vermögen. Stuart [3]

---

1 Vgl. Valentin in Wagner's Handwörterb. d. Physiol. S. 511 f.

2 Kistiakowsky, Ueber die Wirkung des constanten und Induktionsstromes auf die Flimmerbewegung. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Mathem.-phys. Cl. LI. S. 263 —279. 1865.

3 Al. Stuart, a. a. O. Dissert. S. 19.

ablaufen. Wie der Mechanismus der Cilienbewegung im Princip mit der Muskelbewegung, so wird vermuthlich der Reizvorgang als im Princip mit der Nervenerregung identisch betrachtet werden dürfen. Hierfür sprechen die oben (IV) in Betreff der Coordination der Zellen und der Reizleitung im Epithel mitgetheilten Thatsachen.

---

Druck von J. B. Hirschfeld in Leipzig.

## X. Theoretische Bemerkungen.

Beim lückenhaften Zustand unserer Kenntnisse, insbesondere beim Mangel jedes näheren Einblickes in die chemischen Vorgänge, welche sich in den Zellen und Cilien abspielen, lassen sich zu einer Theorie der Flimmerbewegung einstweilen nur einzelne Bausteine liefern. Wie beim Protoplasma ist die Betrachtung wesentlich auf eine nähere Zergliederung der sichtbaren mechanischen Vorgänge angewiesen. In dieser Beziehung mögen folgende kurze Bemerkungen genügen.[1]

Im Wesentlichen lassen sich, wie dies von vornherein auch gefordert werden muss, die bezüglich der Protoplasmabewegung entwickelten Vorstellungen auch hier anwenden. Man hätte demnach anzunehmen, dass die Flimmerbewegung in allen Fällen durch Formveränderungen kleinster in den Cilien selbst enthaltener Elemente hervorgebracht werde. Diese kleinsten Elemente (Inotagmen), denen im Ruhezustand eine gestreckte, während der Contraktion eine mehr der Kugelform genäherte Gestalt zuzuschreiben wäre, müssten in fester Anordnung zusammengefügt und zwar alle in gleichem Sinne orientirt, mit ihren langen Axen der Axe der Cilien parallel gelagert sein.

Eine solche Anordnung könnte schon durch einfache Flächenanziehung der Elemente bei hinreichend geringer Menge des intertegmatischen Wassers erhalten werden. In der That sieht man ja oft infolge von Wasserentziehung hyalines Protoplasma sich in feinste Wimpern ausbilden oder fibrillär zerklüften (vgl. Capitel Protoplasmabewegung IV. 6).

Die Formveränderungen der ein Wimperhaar constituirenden Inotagmen müssten in gesetzmässiger Reihenfolge stattfinden, im Allgemeinen von der Basis nach der Spitze zu fortschreitend — entweder geradlinig, auf einer oder abwechselnd auf Vorder- und Rückfläche des Haares: hakenförmige und wellenförmige Bewegung, oder in einer Spiraltour: trichterförmige Bewegung.

Die nächste Ursache der Formveränderungen der Inotagmen würde wiederum in Aenderungen des Quellungszustandes derselben zu suchen sein, die Veranlassung dieser, d. i. der physiologische Reiz, in letzter Instanz in molekulären Vorgängen unbekannter Art, welche periodisch im Zellprotoplasma oder (bei den automatisch beweglichen Cilien, vieler Samenfäden z. B.) in der Substanz der Cilien selbst

---

1 Vgl. auch Jenaische Ztschr. IV. S. 456—478. 1868, sowie die oben in den einzelnen Capiteln eingestreuten theoretischen Bemerkungen.

ablaufen. Wie der Mechanismus der Cilienbewegung im Princip mit der Muskelbewegung, so wird vermuthlich der Reizvorgang als im Princip mit der Nervenerregung identisch betrachtet werden dürfen. Hierfür sprechen die oben (IV) in Betreff der Coordination der Zellen und der Reizleitung im Epithel mitgetheilten Thatsachen.

---

Druck von J. B. Hirschfeld in Leipzig.

HANDBUCH

DER

# PHYSIOLOGIE.

# HANDBUCH

DER

# PHYSIOLOGIE

BEARBEITET VON

Prof. H. AUBERT in Rostock, Prof. C. ECKHARD in Giessen, Prof. TH. W. ENGELMANN in Utrecht, Prof. SIGM. EXNER in Wien, Prof. A. FICK in Würzburg, weil. Prof. O. FUNKE in Freiburg, Dr. P. GRÜTZNER in Breslau, Prof. R. HEIDENHAIN in Breslau, Prof. V. HENSEN in Kiel, Prof. E. HERING in Prag, Prof. L. HERMANN in Zürich, Prof. H. HUPPERT in Prag, Prof. W. KÜHNE in Heidelberg, Prof. B. LUCHSINGER in Bern, Prof. R. MALY in Graz, Prof. SIGM. MAYER in Prag, Prof. O. NASSE in Halle, Prof. A. ROLLETT in Graz, Prof. J. ROSENTHAL in Erlangen, Prof. M. v. VINTSCHGAU in Innsbruck, Prof. C. v. VOIT in München, Prof. W. v. WITTICH in Königsberg, Prof. N. ZUNTZ in Bonn.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. L. HERMANN,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZÜRICH.



ERSTER BAND.

II. THEIL.

LEIPZIG,

VERLAG VON F. C. W. VOGEL.

1879.

# HANDBUCH DER PHYSIOLOGIE

DER

# BEWEGUNGSAPPARATE.

---

## ZWEITER THEIL.

PHYSIOLOGIE DER STIMME UND SPRACHE

von Dr. P. Grützner.

SPECIELLE BEWEGUNGSLEHRE

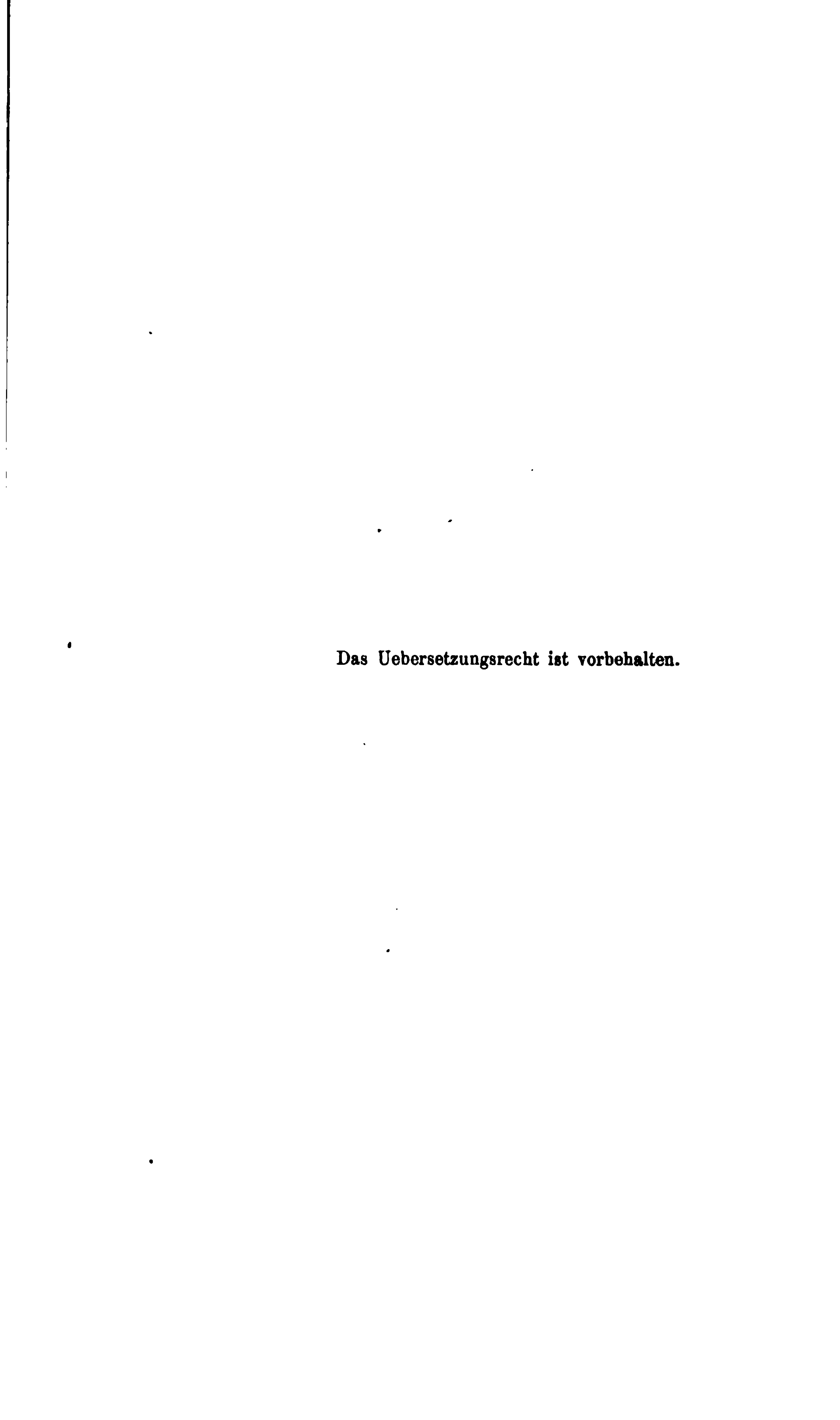
von Prof. A. Fick.

MIT 98 HOLZSCHNITTEN.




---

LEIPZIG,
VERLAG VON F. C. W. VOGEL.
1879.



# INHALTSVERZEICHNISS

zu Band I. Theil II.

---

PHYSIOLOGIE DER BEWEGUNGSAPPARATE. II.*)

---

## Physiologie der Stimme und Sprache

von

DR. P. GRÜTZNER.

Seite



---

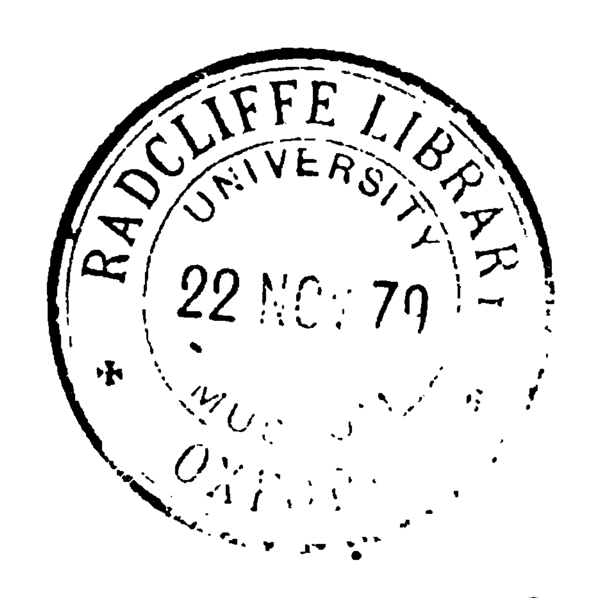
*) Die specielle Bewegungslehre, welche ursprünglich den Anfang dieses Theiles bilden sollte, ist äusserer Umstände halber an den Schluss desselben gestellt worden.

---

## Specielle Bewegungslehre

von

PROF. A. FICK.




# PHYSIOLOGIE

DER

# STIMME UND SPRACHE

VON

DR. P. GRÜTZNER IN BRESLAU.



# EINLEITUNG.

Ein Vorrecht der höher organisirten Geschöpfe gegenüber vielen niederen ist die Fähigkeit sich zu bewegen, sei es dass ihr ganzer Körper seinen Ort wechselt, sei es dass nur gewisse Theile desselben willkürliche oder unwillkürliche Bewegungen vollziehen. Diese Bewegungsfähigkeit, die nach der Ansicht früherer Forscher ein sicheres Unterscheidungsmerkmal zwischen Thier und Pflanze bildete, setzt jene Geschöpfe unter gleichzeitiger Benutzung ihrer Sinnes- und Geistesthätigkeiten vorzugsweise in den Stand, über sich und die Aussenwelt Vorstellungen zu gewinnen; denn gerade die Fähigkeit, sich vor etwas zu stellen und etwas vor sich hinzustellen, ist einer der ersten Schritte für das Verständniss seiner selbst und seiner Umgebung.

Aber es ist für die höheren Geschöpfe nicht bloss die augenfällige, sichtbare Bewegung ihres Körpers oder gewisser Theile desselben, die es mit der Aussenwelt und Geschöpfen gleicher Art verbindet, es ist auch eine unsichtbare Bewegung, die von ihnen ausgeht, von anderen aufgefasst wird, und gleichartige wie ungleichartige mit einem festen Bande umschliesst. Jenes Band ist die Bewegung der atmosphärischen Luft, die, auch wenn die Geschöpfe ihren Ort nicht wechseln und weit von einander entfernt sind, doch eine innige Vereinigung zwischen ihnen vermittelt.

Es ist bekannt, dass, wenn die uns umgebende Luft in bestimmter Weise erschüttert wird, ein nervöser Endapparat unseres Körpers, das Ohr, jene Erschütterungen als Geräusch oder Klang wahrnimmt. Klänge und Geräusche zu erzeugen, dieselben wahrzunehmen und immer mit bestimmten Vorstellungen verknüpfen zu können, darin beruht jenes Band, welches uns sowohl wie auch höhere Thiere unter einander vereint und mit dem Worte „Sprache“ bezeichnet werden kann.

Die Sprache ist also zunächst ein akustisches Phänomen; ihre Bausteine sind Klänge und Geräusche. Die Bedingungen, unter

welchen sie von uns oder höheren Lebewesen hervorgebracht werden, beruhen selbstverständlich auf besonderen anatomischen Vorrichtungen, deren sich jene Geschöpfe erfreuen. Diese Vorrichtungen zu untersuchen und die Gesetze zu erforschen, auf Grund deren sie in Thätigkeit gerathen und zum Entstehen von Klängen und Geräuschen Veranlassung geben, ist der Inhalt vorliegender Abhandlung. Die rein geistigen Vorgänge, welche einerseits zur Bildung, andrerseits zum Verständniss der erzeugten Klangbilder unbedingt nothwendig sind, werden, da sie sich eng an die Physiologie der Centralorgane anschliessen, von uns nicht behandelt.

---

Indem uns unser Weg naturgemäss vom Einfachen zum Zusammengesetzten führt, wenden wir uns zunächst zur Stimme und untersuchen die Bedingungen, unter welchen entweder Stimmklänge oder solche Klänge, die der menschlichen Stimme ähnlich sind, erzeugt werden. Da es nun über allen Zweifel feststeht, dass bei den Menschen die Erzeugung der Stimme im Kehlkopf vor sich geht. und da es eben so sicher ist, dass die durch jenen Apparat hindurchstreichende Luft das Tönen veranlasst, handeln wir in erster Linie von denjenigen physikalischen Apparaten, bei denen ebenfalls primär durch Bewegung und Verdichtung der Luft Klänge gebildet werden, von den „Pfeifen“.

---

# DIE PHYSIOLOGIE DER STIMME.

## ERSTES CAPITEL.

## Die Zungenpfeifen.

Obwohl lange Zeit von bedeutenden Männern die Ansicht vertheidigt wurde, dass die menschliche Stimme durch primäre Erschütterungen der Luft etwa wie in einer Flöte oder Lippenpfeife entstehe, ist doch heut zu Tage auf Grund der Kenntnisse, die wir aus der directen Beobachtung des tönenden Kehlkopfes gewonnen haben, Jedermann von der Irrigkeit jener Ansicht überzeugt. Es gehört demzufolge die Betrachtung der Flötenpfeifen, die sonst in keiner Physiologie der Stimme und Sprache fehlte, unseres Erachtens nicht hierher. Wir wenden uns vielmehr sofort zu den Zungenpfeifen.

Eine Zunge im akustischen Sinne des Wortes ist eine elastische Platte, welche durch ihre Schwingungen einen continuirlichen Luftstrom periodisch unterbricht und je nach der Häufigkeit dieser Unterbrechungen einen höhern oder tiefern Ton erzeugt. Gewöhnlich befinden sich die Zungen in ihren Rahmen in Verbindung mit passenden Wind- und Ansatzröhren (Zungenpfeifen), nicht selten sind sie aber auch, wie bei der Mundharmonika, dem Harmonium etc., nur zwischen Rahmen befestigt und werden direct angeblasen.

Je nachdem die Zunge durch den Rahmen frei hindurchschwingt oder auf denselben aufschlägt, unterscheiden wir durchschlagende oder aufschlagende Zungen.

Beiderlei Zungen können nun aber verschieden gestellt sein und der Luft entweder den Durchtritt gestatten, wenn sie in derselben Richtung schwingen, wie die Luft sich bewegt, oder wenn sie, gegen den Luftstrom schwingend, die Communication zwischen Windrohr und umgebender Luft (beziehungsweise Ansatzrohr) herstellen. Folgende schematische Zeichnungen demonstriren diese Unterschiede.

Es sei $zz_{\prime}$ (Fig. 1) eine elastische Platte, die von dem Windrohr $W$ her angeblasen wird und sich in das Ansatzrohr $A$ hinein bewegen kann, also eine durchschlagende Zunge. Die Communication zwischen Wind- oder Ansatzrohr wird offenbar von ihr immer dann hergestellt, wenn sie gegen die Windrichtung nach oben schwingend die Stellung $zo$ angenommen hat. In jeder andern Lage, wie in $zz_{\prime}$ oder $zu$ ist die Communication ganz oder fast ganz gesperrt. Die Zunge $zz_{\prime}$ (Fig. 1) ist eine einschlagende.

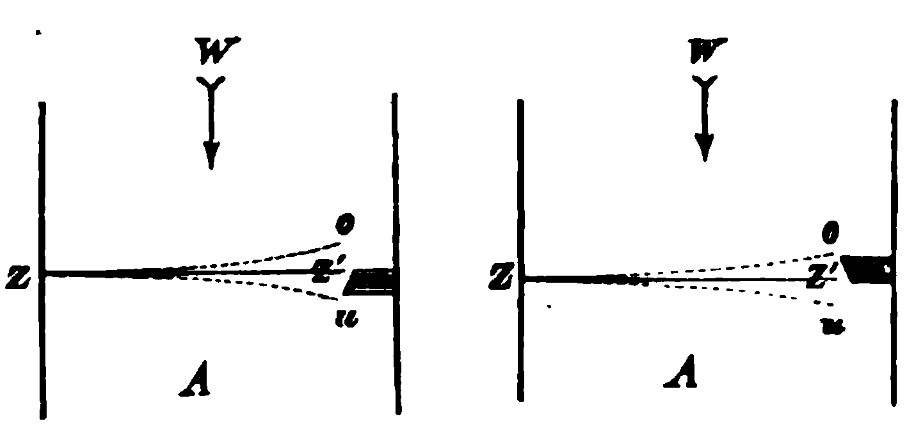



Fig. 1. Einschlagende Zunge (durchschlagend). Fig. 2. Ausschlagende Zunge (durchschlagend).

Andrerseits kann das Gegenlager so gegen den freien Rand der Zunge verschoben sein, wie in Fig. 2. Wird hier $zz_{\prime}$ wieder von oben her angeblasen, so öffnet sie das Windrohr, wenn sie mit der Windrichtung schwingend die Stellung $zu$ angenommen hat. In ihrer Mittellage jedoch und in der Lage $zo$ ist Wind- und Ansatzrohr von einander abgesperrt. Eine derartige durchschlagende Zunge ist eine ausschlagende.

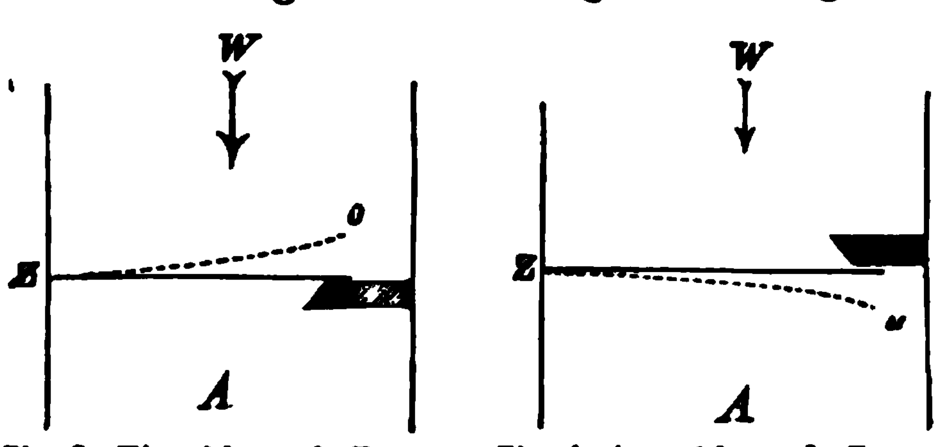



Fig. 3. Einschlagende Zunge (aufschlagend). Fig. 4. Ausschlagende Zunge (aufschlagend).

Schliesslich können wir uns das Gegenlager oder die Zunge vergrössert denken wie in Fig. 3 und 4. Unter diesen Umständen schwingt die Zunge nicht mehr frei durch den Rahmen hindurch, sondern schlägt auf ihn auf. Wiederum aber kann sie auch als aufschlagende Zunge gegen den Windstrom schwingend Wind- und Ansatzrohr mit einander in Communication setzen, wenn sie — wie gewöhnlich — gegen den Wind (s. Fig. 3) oder — was seltener — mit demselben (s. Fig. 4) sich bewegt.

## I. Die Klänge frei schwingender, nicht durch den Luftdruck bewegter Zungen.

1) Indem wir jetzt des Genaueren auf die Vorgänge eingehen, welche an Zungenpfeifen beobachtet werden, betrachten wir zunächst die Schwingungsgesetze isolirter metallener Zungen, welche nicht durch den Luftstrom, sondern durch andere mechanische Mittel (Zupfen, Streichen mit dem Violinbogen) aus ihrer Gleichgewichtslage getrieben werden und um dieselbe hin- und herschwingen.

Spannt man, wie dies W. Weber gethan hat, eine Zunge, das ist eine elastische, schmale Messingplatte in einen Schraubstock fest und bringt sie durch Verbiegen aus ihrer Gleichgewichtslage, so oscillirt sie, losgelassen, nach Art elastischer Stäbe und giebt einen schwachen, aber deutlichen Ton von bestimmter Höhe.

Die Schwingungszahl ($n$) dieses Tones ist abhängig von der Reihe folgender Factoren; sie ist zunächst proportional der Dicke ($e$), so dass also dickere Zungen einen höheren Ton geben, als dünnere, 2) umgekehrt proportional dem Quadrat der Länge ($l$), daher denn auch sonst gleichartige Zungen im Vergleich zu Saiten, deren Schwingungszahl bei gleicher Spannung im umgekehrten Verhältniss der Längen steht, nur geringe Verschiedenheit in ihrer Länge zu haben brauchen, um doch beträchtlich verschiedene Töne zu geben. Die Schwingungszahl ist 3) direct proportional der Quadratwurzel aus dem Elasticitätsmodulus ($K$) und 4) umgekehrt proportional der Quadratwurzel aus dem specifischen Gewicht der Substanz ($\varphi$).

Die Formel lautet hiernach

$$n = C \frac{e}{l^2} \sqrt{\frac{g K}{\varphi}},$$

in welcher $C$ eine Constante und $g$ die beschleunigende Kraft der Schwere bezeichnet.[1]

2) Die Töne frei schwingender membranöser Zungen, welche durch Spannung elastisch sind, bieten folgende Besonderheiten dar. Spannt man beispielsweise einen etwa 5 mm. breiten Riemen von Kautschuk quer über einen Rahmen und entlockt ihm durch Zupfen Töne, so sind dieselben bekanntlich sehr vergänglicher Natur, ziemlich schwach und folgen betreffs ihrer Höhe vollkommen den Gesetzen gespannter Saiten. Ihre Schwingungszahlen stehen im umgekehrten Verhältniss zu ihrer Länge und im geraden zu den Quadratwurzeln aus den Spannungen.

Liegt hingegen die elastische Membran, die wir uns rechtwinklig denken, mit ihren beiden kurzen und einer langen Seite auf einem Rahmen und ist die andere lange Seite frei, so sind die Erscheinungen schon bei Weitem complicirter. Joh. Müller giebt an, dass auch dergleichen Membranen den Gesetzen schwingender Saiten folgen, so dass, wenn beispielsweise ihr schwingender Rand durch einen quer gelegten Faden in zwei gleiche schwingende Abschnitte getheilt wird, die Octave ertönt. Indess diese Behauptung gilt nur innerhalb enger Grenzen. Da hierbei von der allergrössten Wichtigkeit ist, wie weit sich die Schwingungen der Membran von dem freien Rande aus auf die Membran selbst erstrecken, und da mit der Länge zugleich auch die Breite des schwingenden Randes abzunehmen pflegt, so erklingen gewöhnlich höhere Töne, als unter gleichen Umständen bei Saiten oder längsgespannten schmalen Blättern.

---

1 Joh. Müller, Lehrbuch der Physik und Meteorologie I. S. 425. Braunschweig 1868.

Ueber dergleichen Membranen hat kürzlich CARL MÜLLER [1] sorgfältige Untersuchungen angestellt und dabei in folgender Weise operirt.

Als Membranen verwendete er Pergamentpapier, welches angefeuchtet auf rechteckige, rhombische oder runde Rahmen von Holz mit warmem Leim geklebt wurde. Beim Trocknen stellte sich die nöthige Spannung und Elasticität ein und die Membranen waren hierdurch befähigt, durch verschiedene Mittel zum Tönen gebracht zu werden. Diese allseitig und gleichmässig gespannten Membranen wurden nun mit einem scharfen Messer in ihrer Mitte durchschnitten, so dass sie hierdurch in je zwei Hälften zerfielen, welche entweder die Gestalt von Quadraten, Dreiecken oder Halbkreisen hatten. Um die Art der Schwingung gut beobachten zu können, wurden sie bei dem Experiment mit gefärbtem Quarzsand bestreut und vermittelst verschiedener Methoden zum Tönen gebracht, zunächst vermittelst der Resonanz. MÜLLER blies in ihrer Nähe eine gedeckte Orgelpfeife an, deren Ton durch einen Stempel beliebig verändert werden konnte, oder er versetzte sie direct in Oscillationen vermittelst eines sogenannten „Streichstäbchens“, das ist eines kleinen, dünnen, auf die Membran aufgeklebten Glasstäbchens, welches mit den Fingern gerieben wird.

Hierbei zeigte sich, dass bei ein und derselben Membran die Tonhöhen wuchsen wie die Quadratwurzeln der Spannungen und dass verschieden hohe Töne bei gleicher Spannung der Membran immer durch Schwingungen aliquoter Theile derselben (Knotenlinien) erzeugt wurden.

Ausserdem wissen wir, dass die Tonhöhe abhängt von dem Material, der Länge, Dicke und Breite der Membran, ohne dass jedoch meines Wissens bestimmte Beziehungen zwischen diesen Grössen gefunden wären. Denn sämmtliche Formeln, welche über Membranschwingungen handeln, beziehen sich auf allseitig gespannte, oder wenigstens nicht auf Membranen mit einem frei schwingenden Rande.

## II. Die Klänge angeblasener, frei schwingender Zungen.

1) JOH. MÜLLER [2] isolirte die längste Zunge einer Mundharmonika von ihrem Rahmen und blies mittelst eines feinen Röhrchens, welches in der Ebene der Zunge gehalten wurde, senkrecht auf ihren freien vorderen Rand. Auf diese Weise gelang es ihm einigemale, eine tönende Schwingung des Blättchens hervorzurufen. Der Ton war aber bei weitem schwächer, als wenn die Luft zwischen den Rändern der Zunge und ihrem Rahmen hindurchtreten musste.

Wie die gleichmässig bewegte Luft jene periodische Erschütterung des Plättchens erzeugt, ist leicht zu begreifen und ebenfalls von

1 C. MÜLLER, Unters. über einseitig frei schwingende Membranen. Cassel 1877.
2 JOH. MÜLLER, Handbuch der Physiologie des Menschen S. 144. Coblenz 1840.

ihm in überzeugender Weise auseinander gesetzt. „Der Strom der comprimirten Luft gegen den Rand der freien Zunge treibt diese vor sich hin, die Zunge entfernt sich vermöge des Gesetzes der Trägheit von dem stossenden Strom, gelangt aus der Direction des Stroms heraus und geht so weit, bis die mit der Dehnung der Zunge wachsende Elasticität derselben ihrer Geschwindigkeit das Gleichgewicht hält. Sie geht nun vermöge der Elasticität und zwar, da diese fortdauernd wirkt, mit beschleunigter Geschwindigkeit zurück, bis sie wieder in den Strom kommt, welcher sie abtreibt."

Es fragt sich, was bei dieser Art der Tonerregung das wesentlich Tönende ist. Nach Joh. Müller ist es lediglich die Zunge, welche ungefähr so tönt wie eine Saite, die mit einem geharzten Bogen gestrichen wird. Indess unterliegt es keinem Zweifel, dass bei der Erzeugung des Tones sich sowohl die Schwingungen der Zunge für sich, als auch die durch ihre Schwingungen erzeugten Luftstösse combiniren. Denn Joh. Müller liess ganz und gar ausser Acht, dass sich die Zunge in dem einen Moment hindernd gegen den Luftstrom stellt und ihn kurz darauf wieder frei aus dem Röhrchen heraustreten lässt. Wenn sie auch nicht einen vollständigen Verschluss des Röhrchens herbeiführt und den Luftstrom nach Art einer im Rahmen schwingenden Zunge so gut wie vollständig unterbricht, so macht sie ihn doch zu einem remittirenden, wenn auch nicht intermittirenden.

Die auf diese Weise erzeugten Töne sind desshalb 1) schwach, 2) mit vielem Geräusch begleitet und 3) arm an Obertönen.

2) Bei Weitem leichter als metallene Zungen sprechen membranöse an, wenn man ihren freien Rand anbläst. Joh. Müller, der diese Art, die Membranen zum Tönen zu bringen, zuerst erwähnt und sogar für die Theorie der Zungenpfeifen auf das Ausgiebigste verwerthet, verwendete Kautschukstreifen, die er quer über einen hölzernen Rahmen spannte und anblies. Die auf diese Weise erzeugten Töne verhalten sich durchaus so wie die durch die Schwingungen von Saiten gebildeten.

Viel wichtiger aber sind für uns diejenigen Membranen, die nur an einer ihrer Langseiten frei sind und sonst überall dem Rahmen anliegen.

Von höchstem Einfluss ist hierbei, natürlich abgesehen von den Momenten, die, wie oben angeführt, die Tonhöhe der Membran an und für sich beeinflussen, die Art und Weise, auf welche sie angeblasen wird. Eigenthümlicherweise hat man diesen Umstand, soweit mir wenigstens bekannt, bisher noch nicht berücksichtigt. Nur Carl

MÜLLER fand bei seinen Membranen von Pergamentpapier die Stärke des Windes von bedeutender Wirkung auf die Tonhöhe. Ein stärkeres Anblasen vertiefte regelmässig den Ton der Membran, ohne dass dabei der aufgestreute Sand eine Aenderung der Klangfigur anzeigte. Das Anblasen geschah vermittelst einer breitschnabligen Röhre (die auch ich für sehr praktisch gefunden habe) unter stumpfem Winkel auf die Fläche gegen die freie Kante der Membran. Ich muss bemerken, dass auch ich bei Kautschukmembranen in Folge stärkeren Anblasens unter ähnlichen Bedingungen regelmässig tiefere Töne erhielt und kann nach dieser Richtung hin die Angaben C. MÜLLER's durchaus bestätigen.

Bei gleicher Windstärke aber ist der Ton der Membran sehr leicht durch die Richtung des Windes zu modificiren. Man wird sich nämlich bei dergleichen Versuchen sehr bald überzeugen, dass es unter den verschiedenen Richtungen, unter welchen man auf den Rand der Membran blasen kann, zwei giebt, bei denen sie überhaupt oder am leichtesten anspricht. Dies geschieht nämlich, wenn die Windrichtung mit der Membran selbst einen stumpfen Winkel bildet, wie in Fig. 5 *a* oder, wenn sie einen spitzen Winkel bildet, wie in

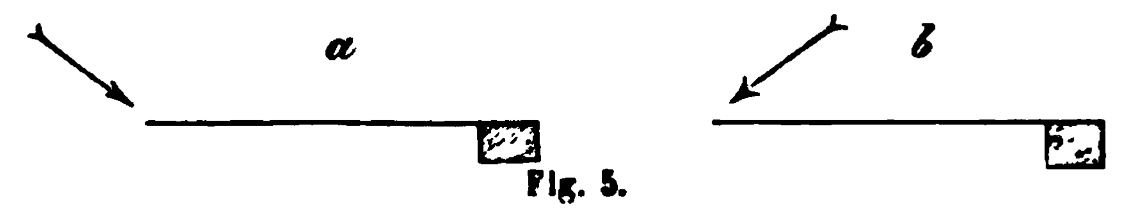


Fig. 5.

Fig. 5 *b*. Im ersten Fall, der bisher vorzugsweise oder ausschliesslich untersucht wurde, ist regelmässig der Ton tiefer als der Eigenton der Membran, im zweiten ist er regelmässig höher. Folgender Versuch erläutert diese Verhältnisse.

Eine halbkreisförmige dünne Kautschukmembran auf einem passenden Messingrahmen aufgespannt, deren Durchmesser etwa 4 cm. mass, gab gezupft den Ton *c'*, in stumpfem Winkel gegen ihre Mitte angeblasen *h*, in spitzem Winkel gegen ihre Mitte angeblasen *f'*, in stumpfem Winkel seitlich von der Mitte, so dass sich ihr freier Rand in zwei schwingende Abtheilungen theilte, den Ton *c''*. Eine andere kleinere (3 cm. grosse halbkreisförmige, aus sehr gutem rothen Kautschuk, wie er zu kleinen Luftballons verwendet wird, gab gezupft *b'*, im stumpfen Winkel gegen ihre Mitte angeblasen *a'*, im spitzen Winkel gegen ihre Mitte angeblasen *d''*, im stumpfen Winkel seitlich von der Mitte angeblasen *b''*.

Ueber die Entstehung des Tones kann kein Zweifel sein; es wird die continuirlich aus dem Rohr strömende Luft durch die schwingende Membran in ähnlicher Weise unterbrochen, wie wir dies schon früher (s. S. 9) geschildert. Das Tönende ist also ebensowohl die schwingende Membran, wie der durch ihre Schwingungen in Erschütterung versetzte, discontinuirliche Luftstrom. Die Töne sind aber in Folge

der grösseren schwingenden Massen lauter und wegen der grösseren Leichtigkeit, mit der die Membran dem Luftstrom ausweicht, unverhältnissmässig viel leichter zu erzeugen als an Metallzungen.

Die Thatsache aber, dass die Membran regelmässig tiefer tönt, wenn man sie unter stumpfem Winkel, als wenn man sie unter spitzem anbläst, bedarf noch einer Erörterung. Da die Winkel, unter welchen das Anblasen geschieht, sich annähernd zu zwei Rechten ergänzen, so ist die das Band nach abwärts treibende Componente in beiden Fällen in den ersten Momenten ihrer Wirkung gleich, nämlich $= ab$, beziehungsweise $= \alpha\beta$. Sie erklärt also nicht die verschiedene Tonhöhe, sondern vielmehr folgender Umstand. (S. Fig. 6.)

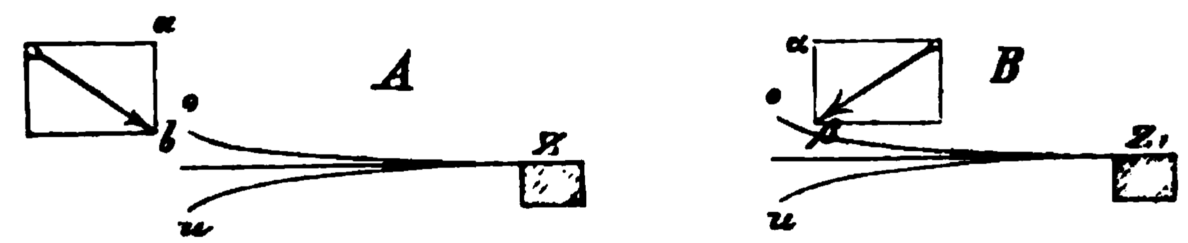



Fig. 6. *A* stumpfwinklig angeblasene Membran. *B* spitzwinklig angeblasene Membran.

Die Membran *A* wird zunächst von dem Luftdruck abwärts getrieben, es bildet sich über ihr verdichtete Luft, die erst dann nach abwärts entweichen kann, sobald die Membran aufwärts schwingend in Folge ihrer Elasticität die Stellung *zo* angenommen hat. Jetzt verdichtet sich die frei in der Richtung des Pfeils entweichende Luft wieder unter ihr und die Membran hat auch ein Stück gegen verdichtete Luft abwärts zu schwingen, ehe sie wieder vom Luftstrom erfasst und mit grösserer Geschwindigkeit, weil von ihrer eigenen Elasticität und vom Luftdruck bewegt, abwärts getrieben wird.

Die Membran *B* dagegen bewegt sich zunächst vom Luftdruck getrieben abwärts und lässt den Luftstrom an sich vorbeistreichen, sobald sie in die Stellung *z,u* gekommen. Die Luft strömt ab, verdünnt sich nach momentaner Verdichtung über der Membran und die Zunge schwingt gegen verdünnte Luft, also mit vergrösserter Geschwindigkeit aufwärts. Hat sie die Lage *zo* eingenommen, so treibt sie ihre Elasticität und der inzwischen verdichtete Luftdruck nach abwärts; letzterer beschleunigt also auch ihren Abschwung.

Da die Membran *A* also zeitweise gegen verdichtete Luft zu schwingen hat, die *B* aber nicht, so ergiebt sich hieraus zunächst die Thatsache, dass *A* stets tiefer klingt als *B*. Andrerseits erklärt sich das ganz verschiedene Verhalten der beiden Membranen, wenn man die Stärke des Anblasens ändert. Die Membran *A* nämlich, welche überhaupt bei schwächerem Luftdruck anspricht als *B*, giebt jedesmal einen tieferen Ton, wenn man sie innerhalb gewisser Grenzen stärker anbläst (wie dies auch C. Müller beobachtet), die Membran

*B* hingegen klingt regelmässig höher bei stärkerem Luftdruck. Sehr deutlich hört man dies beim Verklingen des Tones, wenn man mit dem Druck der Exspirationsluft nachlässt; die Membran *A* zieht ihren Ton etwas in die Höhe, die *B* dagegen herunter, beide etwa um einen halben Ton.

Der Klang, den ferner caeteris paribus die Membran *A* giebt, ist ein anderer als derjenige der spitzwinklig angeblasenen Membran *B*. Dieser ist matt und mit blasendem Nebengeräusch verbunden, jener klangvoll und frei von Geräuschen, offenbar desshalb, weil im ersten Fall der continuirliche Luftstrom beinahe in einen intermittirenden, im zweiten aber nur in einen remittirenden verwandelt wird.

Auch der Ort, an welchem der Rand der Membran (stumpfwinklig) angeblasen wird, erweist sich insofern von Bedeutung auf die Tonhöhe, da es sehr leicht gelingt, ihn in zwei, drei schwingende Abtheilungen zu zerlegen, je nachdem man das erste Viertel oder Sechstel scharf anbläst. Die Schwingungszahlen der dann auftretenden „Flageolettöne", welche gut und rein klingen, folgen anderen Gesetzen als diejenigen, welche bei Saiten, die in aliquoten Theilen schwingen, beobachtet werden (s. S. 10).

## III. Die Klänge der eigentlichen Zungenpfeifen, das ist der in einem Rahmen schwingenden, angeblasenen Zungen.

### 1. *Der festen, grösseren metallenen.*

Schrauben wir die S. 8 erwähnte metallene Zunge in passender Stellung in einenRahmen und blasen sie mit dem nöthigen Luftdruck in der Richtung des Pfeiles (s. Fig. 7) an, so vernehmen wir einen

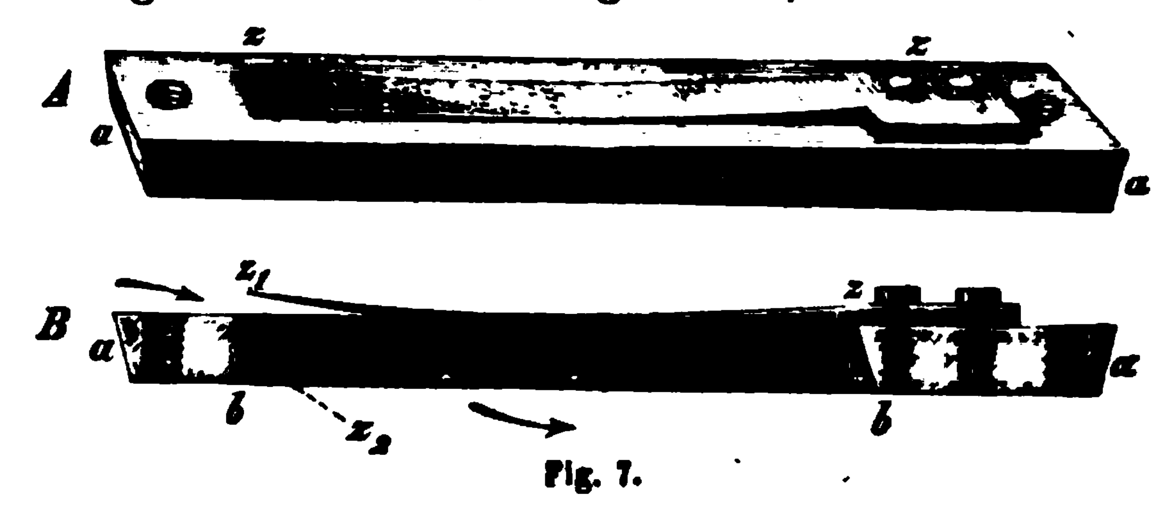


Fig. 7.

Klang von derselben oder fast derselben Höhe, den sie frei schwingend erzeugte, aber von viel bedeutenderer Stärke und Klangfülle.

Während nämlich in den bis jetzt beschriebenen Versuchen die Unterbrechung des Luftstromes durch die Zunge sich nur an der Klangbildung betheiligte, ist sie jetzt bei Weitem die Hauptsache; denn indem die Zunge in dem engen Rahmen schwingt, den sie

nahezu ausfüllt, unterbricht sie den auf sie gerichteten Luftstrom eine gewisse Zeit lang fast vollständig, um ihm dann wieder bei anderer Stellung den Durchtritt voll und ganz zu gestatten. Es wird sonach die Luft durch die in dem Rahmen schwingende Zunge ähnlich wie bei der Sirene periodisch erschüttert und in dem schnell folgenden, jähen Wechsel von Verdichtung und Verdünnung der Luft liegt die Ursache der eigenthümlichen scharfen, schneidenden oder schnarrenden Klangfarbe jener Apparate.

Die Kenntniss dieser Thatsachen verdanken wir zum grossen Theil den Grund legenden, classischen Untersuchungen W. Weber's[1], welcher sich folgendermassen über das Zustandekommen von Tönen bei Zungenpfeifen ausspricht. Der volle und starke Ton, welcher durch Zungenpfeifen hervorgebracht wird, ist weder, wie bei den Stimmgabeln, die unmittelbare Folge der oscillirenden Zunge, noch ist er, wie bei den Labialpfeifen, die unmittelbare Folge der Schwingungen der Luftsäule (worüber viel gestritten worden ist), sondern dieser Ton ist die unmittelbare Wirkung eines Luftstroms, welcher durch den Rahmen der Zunge geht und dann ruckweise auf die äussere Luft trifft und sie erschüttert, indem ihm von der schwingenden Zunge, wie von einer Klappe, der Weg bei jeder Schwingung abwechselnd versperrt und geöffnet wird.

Die Beweise für diese Annahmen findet Weber mit Recht in folgenden Thatsachen. Dass es zuerst nicht allein oder wesentlich die in den Röhren eingeschlossene Luft ist, welche man als Ansätze zu den Zungenpfeifen gebraucht, geht einfach daraus hervor, dass auch die Zunge an und für sich ohne Ansatzrohr in ihrem Rahmen angeblasen werden kann und denselben Ton erzeugt wie mit einem Ansatzrohr. Der Ton hat namentlich dieselbe scharfe Klangfarbe, wenn auch nicht immer dieselbe Höhe.

Zweitens wird der volle Ton auch nicht von der schwingenden Zunge allein hervorgebracht; denn dann hätte man nicht nöthig gehabt, sie anzublasen. Auch auf andere Weise in ausreichende Erschütterung versetzt, müsste sie denselben Ton geben. Das ist nun aber durchaus nicht der Fall. Man kann sie durch Zupfen oder durch Streichen mit dem Violinbogen in die heftigsten Schwingungen versetzen, der so erzeugte Ton aber ist nur ganz nahe hörbar und unvergleichlich viel schwächer als der Ton des Instrumentes, wenn es geblasen wurde.

Einen anderen, eleganten Beweis dafür, dass bei einer in einem

---

1 Ann. d. Physik XVI. S. 415. 1829.

Rahmen angeblasenen Zunge nicht deren Schwingungen an und für sich, sondern die hierdurch erzeugten Luftstösse die Ursache des Klanges sind, verdanken wir Helmholtz.[1]

Wenn ein tönender Körper genau nach dem Gesetz eines schwingenden Pendels sich bewegt, wenn also die Entfernung eines schwingenden Punktes von der Gleichgewichtslage immer gleich ist dem Sinus eines der Zeit proportional wachsenden Bogens, so erzeugen derartige Schwingungen in uns die Empfindung eines einfachen Tones, der von keinen Obertönen begleitet ist. Jede andere periodische Luftbewegung, die wir als Klang wahrnehmen, lässt sich bekanntlich zerlegen in eine Summe einfacher, pendelartiger Schwingungen, deren Schwingungszahlen 1, 2, 3, 4 ... mal so gross sind als die ursprüngliche Schwingungszahl, und wird auch von unserem Ohr in derselben Weise zerlegt.

Helmholtz stellte nun vermittelst des Lissajous'schen Vibrationsmikroskopes fest, dass eine angeblasene Zunge pendelartig schwingt, dass sie also allein tönend immer nur einen einfachen Ton, keinen aus einem Grundton und einer Reihe von Obertönen zusammengesetzten Klang geben kann. Da nun andererseits die Klänge der Zungenpfeifen sich gerade durch die grosse Menge von Obertönen auszeichnen, so liegt es auf der Hand, dass ihr Klang nicht direct oder gar allein, sondern nur indirect der Zunge verdankt und durch discontinuirliche Luftstösse, wie bei der Sirene, erzeugt wird.

Diese Helmholtz'schen Angaben darf man jedoch nicht — wie dies vielfach geschehen ist — verallgemeinern. So richtig es sicherlich sein mag, dass die von Helmholtz untersuchte Zunge pendelartige Schwingungen ausführte, so wenig gilt diese Thatsache für alle Zungen. Vielmehr lässt sich zeigen, dass die bei weitem grösste Anzahl von Zungen, wenn sie angeblasen werden, nicht pendelartige, einfache, sondern zusammengesetzte Schwingungen ausführt.

1) Zunächst überzeugte ich mich hiervon vermittelst der graphischen Methode. Wenn man nicht wie gewöhnlich eine Zungenpfeife durch Blasen, sondern von dem entgegengesetzten Ende her durch Saugen zum Tönen bringt (was im Wesen der Sache natürlich Nichts ändert), so ist es nicht schwer, die auf diese Weise schwingende Zunge ihre Oscillationen aufschreiben zu lassen. Man hat nur nöthig, an die Spitze der Zunge seitlich eine kleine Borste so zu befestigen, dass sie die Schwingungen nicht stört und diese selbst auf eine berusste, rotirende Trommel aufschreibt. Die auf diese Weise erzeugten Curven sind nun selten sogenannte Sinuscurven, wie sie etwa von einer Stimmgabel gezeichnet werden, sondern weichen von diesen in der verschiedenartigsten Weise ab.

---

1 Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen. Braunschweig 1870. S. 160.

2) Zur Controle der graphischen Methode wendete ich noch folgende, sehr einfache und, wie ich glaube, empfehlenswerthe Methoden an. Anstatt der Borste klebte ich mit Schellak eine etwa 2—3 mm. grosse, leichte Silberperle (Glasperle, innen versilbert) auf, beleuchtete sie intensiv, brachte, wie oben, die Zungenpfeife zum Tönen und beobachtete die Schwingungen der Zunge in dem König'schen Spiegel, den man langsam zu drehen hat. Die ungemein zierlichen Curven, welche die beleuchtete Perle im Spiegel entwarf, stimmten vollkommen mit der von der Zunge gezeichneten überein.

Man kann nun auch 3) ohne König'schen Spiegel auf noch einfachere Art die Schwingungen der Zunge beobachten. Zu diesem Zweck setzt man die mit der Perle ausgestattete Zungenpfeife an einen Gummischlauch und zieht sie, während sie tönt, rasch in einer Richtung an den Augen vorbei oder bewegt sie, indem man an dem der Zunge abgewendeten Ende (an einem festen Rohr) saugt, in einem horizontalen Kreisbogen vor den Augen hin und her. Bei einiger Uebung gelingt es, die Curve so genau zu sehen, dass man sie direct zeichnen kann.

Vermittelst dieser Methoden stellte ich nun fest, dass nach den Gesetzen des Pendels fast nur diejenigen durchschlagenden Zungen schwingen, die von ihrem Befestigungspunkt bis zu ihrem freien Rande sich nicht verdünnen und in kleinen Excursionen oscilliren.

Eine Zunge aus gewalztem dünnen Messingblech, 3,5 cm. lang, 0,7 Cm. breit, zeichnete beispielsweise nebenstehende Curve (s. Fig. 8). *OO* bedeutet die Gleichgewichtslage der Zunge, die mit ihrem vorderen Rande etwa 4 mm. in das Windrohr aufgebogen war; *ab* ist die Richtungslinie, d. h. diejenige Linie, welche die Zunge auf der ruhenden Trommel schrieb. Die Bewegung des Cylinders geschah — wie in allen nachfolgenden Fällen — von links nach rechts, die Curve ist also von rechts nach links zu lesen. Sie stellt, auch wenn man von den Verzerrungen absieht, welche die annähernd in einem Kreisbogen sich bewegende Zungenspitze (s. *ab* Fig. 8) der Curve aufdrückt, doch nicht genau eine Sinuscurve dar, sondern man sieht deutlich, dass der Schwung der Zunge aus dem Ansatzrohr in das Windrohr (entsprechend den Curvenstücken *AW*) sich in anderer Weise vollzieht, als in umgekehrter Richtung (*WA'*).

Fig. 8. Curve einer durchschlagenden Zunge.

Hierbei ist zu bemerken, dass die vorderen Partien der Zunge andere Curven zeichnen, als die weiter nach hinten, dem Befestigungspunkt näher gelegenen. Diese beschreiben annähernd senkrechte, symmetrisch zur Abscisse gelegene Bogen, jene schiefe, wie aus den umstehenden Figuren hervor geht. Die Zunge verbiegt sich also in jedem ihrem freien Ende näher gelegenen Abschnitt stärker, als in dem weiter zurückliegenden und nimmt

somit etwa die Gestalt $AB$ (s. Fig. 9) an. Die von dem Punkt $B$ gezeichnete Curve zeigt Fig. 10 ($B$), die von $C$ bei derselben Lage der Zunge gezeichnete die Fig. 10 ($C$).

A —— C —— B, $B_1$

Fig. 9.

Bei weitem grössere Abweichungen von den Oscillationen eines Pendels zeigen nun aber diejenigen Zungen, welche nach vorn zu an Dicke abnehmen. (Dergleichen Zungen sind wegen ihres scharfen, durchdringenden Tones vielfach in Gebrauch sowohl an musikalischen Instrumenten, wie namentlich auch an Signalhörnern zur Signalisirung von Eisenbahnzügen etc.)



Fig. 10. Curven einer durchschlagenden Zunge, in ihrer vorderen Portion $B$ und hinteren $C$.

Die Fig. 11 zeigt die Bewegungen einer derartigen Zunge. Als Richtungslinie ist wegen der kleinen Amplitude der 3,5 Cm. langen Zunge eine auf der Abscisse senkrechte gerade Linie anzusehen; die Curve



Fig. 11. Curve einer durchschlagenden (vorn dünneren) Zunge.

stellt also ohne Weiteres die Bewegung der Zunge dar. Man sieht, wie sie mit beschleunigter Geschwindigkeit in das Ansatzrohr herein- und mit verzögerter aus demselben herausschwingt. Die unteren Winkel der Curve sind spitz, die oberen abgerundet, im Uebrigen die Zeiten des Auf- und Niederschwunges gleich.

Letzteres ist aber nicht immer der Fall, wie die Curve in Fig. 12 zeigt. Sie rührt her von einer neusilbernen Zunge, die einen ungemein



Fig. 12. Curve einer durchschlagenden (vorn dünneren) Zunge.

durchdringenden und höheren Ton als die vorige Messingzunge gab. Ihr Aufschwung in das Windrohr geschah viel langsamer, als der Abschwung ins Ansatzrohr.

Schliesslich sind noch die aufschlagenden Zungen zu erwähnen, die wiederum je nach ihrer Beschaffenheit ganz verschiedene, aber niemals pendelartige Bewegungen ausführen. Im Allgemeinen schwingen sie mit beschleunigter Geschwindigkeit, wie ein fallender Körper auf den Rahmen zu und schnellen von ihm wie ein Gummiball, also mit verlangsamter

Geschwindigkeit von ihm zurück. Fig. 13 versinnlicht diese Bewegungen. Werden aufschlagende Zungen nach vorn zu dünner, so bewegen sie sich



Fig. 13. Curve einer aufschlagenden Zunge.



Fig. 14. Curve einer aufschlagenden, nach vorn dünneren Zunge.

oft mit durchweg gleichmässiger Geschwindigkeit; die von ihnen gezeichneten Curven sind geradlinig (s. Fig. 14).

---

Obwohl durch diese Beispiele die verschiedenen Schwingungsarten der Zungen noch keineswegs erledigt sind, so erhellt doch vollkommen, dass es sich um eine pendelartige Oscillation in den seltensten Fällen handelt. Es gilt somit die HELMHOLTZ'sche Beweisführung nur für wenige Zungen. Nichtsdestoweniger bleibt aber das, was zuerst WEBER, später HELMHOLTZ über die Erzeugung der Zungentöne behauptet, durchaus bestehen. Die Schwingungen der Zunge an und für sich, mögen sie einfache pendelartige oder, wie ich gezeigt, irgendwie andere zusammengesetzte sein, sind für den Klang der Zungenpfeife irrelevant. Allein für sich wären sie niemals im Stande, denselben zu erzeugen. Von Wichtigkeit ist immer nur die Art, wie die Zungen den Luftstrom unterbrechen. Hiernach erklärt sich denn auch die Klangfarbe der Zungenpfeifen.

### A) Die Klangfarbe der Zungenpfeifen.

Da die einzelnen Luftstösse, welche in ihrer Gesammtheit den Klang zusammensetzen, in den meisten Fällen kurz sind und jäh erfolgen und da sie ferner ähnlich wie bei einer Sirene, deren drehbare Scheibe sich in unmittelbarer Nähe an der anderen feststehenden vorbeibewegt, durch kürzere oder längere Pausen von einander getrennt sind, so vollziehen sich die der Luft ertheilten Bewegungen nicht nach dem Gesetz der Pendelschwingungen, sondern lassen sich im Gegentheil als eine aus sehr vielen Pendelschwingungen zusammengesetzte Bewegung auffassen. Die Klänge der Zungenpfeifen sind ungemein reich an Obertönen.

Je genauer die Zungen ihren Rahmen ausfüllen oder durch Auf-

schlagen verschliessen, um so discontinuirlicher werden die Stösse und um so zusammengesetzter, nicht selten härter ihr Klang, und je mehr sie auf der andern Seite Luft zwischen sich und den Rahmen vorbeiströmen lassen oder als weiche, biegsame Gebilde einen mehr allmählichen Luftaustritt gestatten, um so weicher und milder tönen sie.

### B) Die Stärke des Klanges.

Die Stärke des Klanges fällt zum Theil mit seiner Farbe zusammen, klangreiche Pfeifen klingen — caeteris paribus — lauter als klangarme. Je vollständiger die Zunge das Windrohr absperrt, um so mehr steigt in demselben hinter ihr der Luftdruck und um so stärker ist dann auch die Intensität der einzelnen Luftstösse, wenn die Zunge der Luft den Durchtritt gestattet, um so lauter also ihr Klang. Im andern Falle entweicht viel Luft unter blasendem Geräusch und der Klang verliert an Intensität und musikalischem Werth.

Im Allgemeinen nimmt daher die Stärke des Klanges auch zu mit der Stärke des Luftdruckes; stark angeblasene Zungen schwingen in weiten Excursionen um ihre Gleichgewichtslage und tönen laut, schwach angeblasene schwach. Es darf jedoch natürlich der Luftdruck nicht zu stark sein, sonst treibt er die Zunge dauernd von ihrer Gleichgewichtslage ab und es tritt gar kein Ton auf, und er darf auf der anderen Seite nicht zu schwach sein, sonst wird die Zunge gar nicht aus ihrer Gleichgewichtslage entfernt und es herrscht wiederum Stillschweigen. Diese Grenzen sind für verschiedene Zungen ungemein verschieden; manche Zungen sprechen bei sehr starkem und schwachem Luftdruck fast gleich gut an, andere nur bei sehr geringem, wieder andere nur bei sehr starkem Luftdruck.

### C) Die Höhe des Klanges.

Die Höhe des Klanges der Zungenpfeifen ist von einer Menge von Umständen abhängig.

1) Sie ist zunächst bei grossen und schweren Zungen gleich derjenigen, welche die Zunge giebt, wenn sie auf irgend eine andere Weise zum Schwingen gebracht wird; bei leichteren Zungen gewöhnlich etwas tiefer, vorausgesetzt, dass es sich um einschlagende Zungen handelt, welche sich durchaus ähnlich verhalten den stumpfwinklig angeblasenen Membranen. Demgemäss hängt sie von den Dimensionen und der Elasticität der Zunge ab, welche nach Art der elastischen Stäbe schwingt, die an einem Ende befestigt sind (s. S. 7). Praktisch verwerthet man bekanntlich jene Gesetze, indem man die Zungen durch Verschiebung der sogenannten „Krücke" nach

ihrem freien Ende zu verkürzt und dadurch ihren Ton erhöht, oder sie vorn mit einem Bleigewicht beschwert und sie vertieft.

2) Von dem grössten Einfluss ist weiter die Verbindung der Zunge mit einem Ansatzrohr. Die in demselben enthaltene Luft geräth wie in einer Labialpfeife in stehende Schwingungen, welche immer den Schwingungen der Zunge isochron sind, aber ebenso schnell oder seltener erfolgen können als die Schwingungen der Zunge, wenn diese allein für sich durch irgend einen Anstoss zum Tönen gebracht wird.

Bezeichnen wir die Länge einer beiderseits offenen cylindrischen Röhre, welche denselben Ton giebt, wie die Zunge für sich mit $^1/_2\ \lambda$ ($\lambda$ = Wellenlänge des Tones), so ergiebt sich nach W. Weber, dass, wenn man zunächst kurze Röhren unter $^1/_8\ \lambda$ auf das Mundstück mit der Zunge setzt und diese durch immer längere vertauscht, der Ton nach und nach um eine ganze Octave vertieft wird und zwar in der ersten Zeit, wenn die Längen von $^1/_8\ \lambda$ bis $^1/_4\ \lambda$ zunehmen, nur sehr wenig, wenn sie aber von $^1/_4\ \lambda$ bis nahezu $^1/_2\ \lambda$ steigen, schnell sinkt, so dass das Sinken der Tonhöhe mit der Verlängerung der Röhren gleichen Schritt hält, wie folgendes Beispiel zeigt.

Eine messingene Zunge, 16,6‴ lang, 0,22‴ dick und 2,5‴ breit, gab für sich angeblasen den Ton *g′*, eine beiderseits offene, 4,7‴ weite Röhre von 16″ 3‴ ($^1/_2\ \lambda$) ebenfalls. Nun setzte Weber Röhren auf, kleinere oder grössere als $^1/_8\ \lambda$, und erhielt folgende Töne:

| Länge des Rohres. | Ton. | Länge des Rohres. | Ton. |
|---|---|---|---|
| 1″ 6‴ $< {}^1/_8\ \lambda$ | *g′* | 6″ 11‴ | *f′* |
| . | . | 7″ 6‴ | *f′* |
| . | . | 7″ 10‴ | *e′* |
| . | . | 9″ 4‴ $> {}^1/_4\ \lambda$ | *d′* |
| 3″ 5‴ | *g′* | 10″ 9‴ | *c′* |
| 4″ 9‴ $> {}^1/_8\ \lambda$ | *fis′* | 12″ 3‴ $> {}^3/_8\ \lambda$ | *ais′* |
| . | . | 13″ 8‴ | *gis* |
| . | . | 14″ 7‴ | *g* (schwach) daneben |
| 6″ 7‴ | *fis′* | 16″ 2‴ $= {}^1/_2\ \lambda$ | *g′* gleichzeitig *g′* |

Wurde die Röhre weiter verlängert bis auf $^1/_2\ \lambda$, so sprang zunächst der Ton wieder auf die höhere Octave zurück und vertiefte sich jetzt, wenn die Länge aufs Doppelte wuchs, also $= \lambda$ wurde, nur um eine Quarte erst langsam, dann rasch von *g,* auf *d,* wie folgt:

| Länge des Rohres. | Ton. | Länge des Rohres. | Ton. |
|---|---|---|---|
| 16″ 2‴ $= {}^1/_2\ \lambda$ | *g′* | 28″ 10‴ $> {}^7/_8\ \lambda$ | *dis′* |
| 19″ 4‴ $> {}^1/_2\ \lambda$ | *g′* | 30″ 9‴ | *d′* |
| 21″ 4‴ $> {}^5/_8\ \lambda$ | *fis′* | 32″ | *d′* |
| 24″ | *f′* | 32″ 9‴ $= \lambda$ | *g′* |
| 27″ $> {}^6/_8\ \lambda$ | *e′* | | |

Eine noch weitere Verlängerung der Röhre von $\lambda$ auf $^3/_2\ \lambda$ liess in ähnlicher Weise den Ton erst langsam, dann schneller, jetzt aber bloss um eine kleine Terz von *g′* auf *e′* herabsinken.

Immer also, wenn die Länge der Röhre $= \frac{\lambda}{2}$ oder ein Vielfaches von $\frac{\lambda}{2}$ war, wurde der Eigenton der Zunge nicht verändert; es hatte das Ansatzrohr weder eine erhöhende, noch vertiefende Kraft; bewegten sich aber die Längen in den Grenzen von $^1/_8\,\lambda$ bis $^1/_2\,\lambda$, so sank der Ton um eine Octave von $g_,$ bis $g$, nahmen die Längen zu von $\frac{\lambda}{2}$ bis $\lambda$, so sank der Ton $g'$ nur bis $d'$ und wuchsen die Längen von $^3/_2\,\lambda$ bis auf $2\,\lambda$, so sank dasselbe $g'$ bis auf $e'$. Die Schwingungszahlen der Töne vor und nach dem Sprunge verhielten sich sonach wie

$$1 : 2$$
$$3 : 4$$
$$5 : 6$$

und würden sich bei weiterer Verlängerung verhalten haben wie

$$7 : 8$$
$$9 : 10$$
$$11 : 12 \text{ etc.}$$

R. WILLIS[1] arbeitete fast zu gleicher Zeit wie WEBER über dasselbe Thema. Die Resultate seiner Untersuchungen, die mit meinen eignen am genauesten übereinstimmen, stellen sich am einfachsten in folgender graphischen Zeichnung dar (s. Fig. 15). Es sei $ab$ die

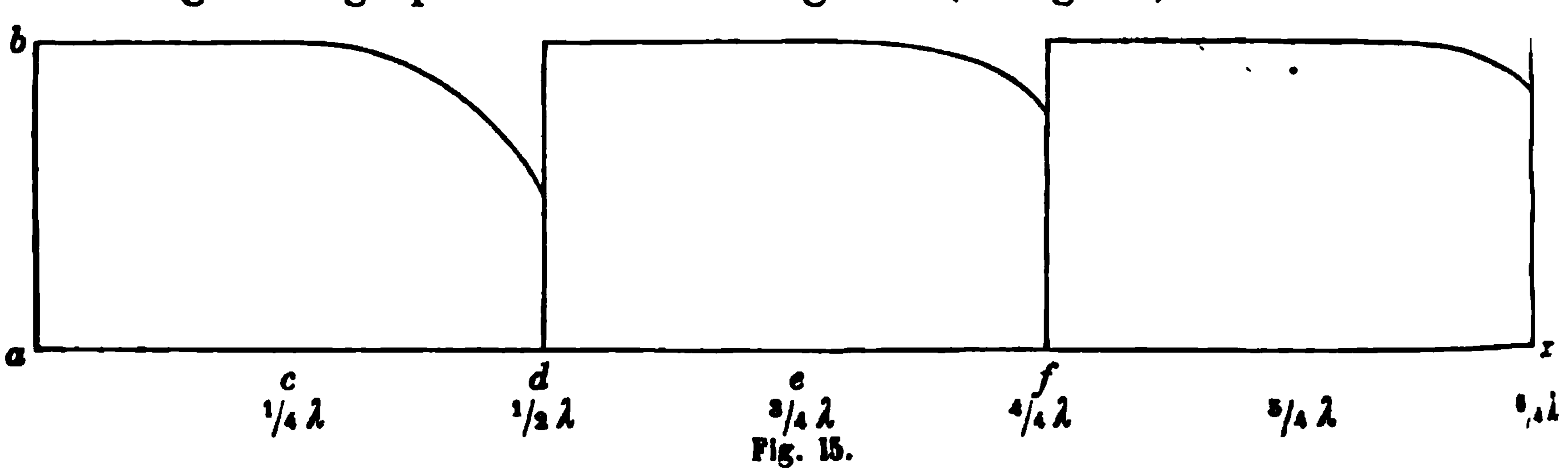


Fig. 15.

Höhe des Zungentones (ein Maass für die Schwingungszahl), die Abschnitte auf der Abscisse $ax$ ($ac$, $ad$, $ae$ ...) repräsentiren die Längen der angesetzten Röhrenstücke und die dazugehörigen Ordinaten die jedesmaligen Tonhöhen, so zeigt sich, dass die Höhe des Tones sich nicht ändert, wenn man das Ansatzrohr von $a$ bis etwa $c$ ($ac = {}^1/_4\,\lambda$) verlängert. Von hier ab vertieft sich der Ton und im Punkte $d$ ($ad = {}^1/_2\,\lambda$) oder in dessen nächster Umgebung ist er eine Octave tiefer als in $a$, sehr schwach und nicht selten von dem ursprünglichen höhern Ton begleitet, in den er bei weiterer Verlängerung überspringt. Ist die Zunge steif oder der Druck auf dieselbe nicht stark

1 Ann. d. Physik XXIV. S. 397. 1832.

genug, so verstummt die Pfeife auf eine beträchtliche Strecke zu beiden Seiten von *d* gänzlich. Weitere Verlängerung des Rohres bis *e* ($ae = {}^3/_4\,\lambda$) lässt den ursprünglichen Ton wieder kräftig hervortreten und ihn in mässiger Stärke bis vor *f* ($af = \lambda$) bestehen. Hier springt der Ton, nachdem er sich vorher um eine Quarte erniedrigt, wieder auf den ursprünglichen zurück, ist in der Nähe von *f* unrein oder doppelt oder verschwindet ganz u. s. f.

Suchen wir uns nun aus diesen empirisch festgestellten Thatsachen, ungefähr dem Gedankengange Weber's folgend, die Gesetze abzuleiten, nach denen überhaupt die Luft in Zungenpfeifen schwingt und einen hohen oder tiefen Ton erzeugt.

Zunächst ist es klar, dass die Luftsäule oder bei mehreren Schwingungsknoten die Luftsäulen in stehenden Schwingungen sich befinden, die mit denen der Zunge nicht bloss isochronisch, sondern auch synchronisch sein müssen. Die Existenz stehender Schwingungen ergiebt sich ohne Weiteres aus der Thatsache, dass eine bestimmte Verlängerung des Ansatzrohres die entsprechenden Töne erzeugte und dass eine jedesmalige Verlängerung um $\frac{\lambda}{2}$ ein Zurückspringen des Tones auf seine ursprüngliche Höhe bedingte, gerade wie dies bei offenen Labialpfeifen, wenn sie in passender Weise angeblasen werden, der Fall ist. Mit der Verlängerung des Rohres um $\frac{\lambda}{2}$ vermehrt sich nämlich die Zahl der Knoten immer um einen, ihre gegenseitige Entfernung ändert sich nicht, die Wellenlänge und die Höhe des Tones bleiben somit dieselben. Indem nun die Zahl der Schwingungen, welche die Zunge macht, gleich derjenigen ist, welche von der oder den Luftsäulen ausgeführt wird und eine gegenseitige Störung nicht zu beobachten ist — man hört ja in der Regel nur einen einzigen vollen Ton —, so müssen auch beiderlei Schwingungen synchronisch sein.

In welcher Weise nun eine schwingende Zunge die stehenden Luftwellen einer Röhre beeinflusst und umgekehrt diese auf die Zunge zurückwirken, geht am einfachsten aus folgender Betrachtung hervor.

Es sei *AB* eine beiderseits offene Röhre, deren Luftsäule in mehrere stehende Wellen getheilt ist, so dass in $b$, $b'$, $b''$ Schwingungsbäuche, also maximale Geschwindigkeit und Excursion, aber keine (oder minimale) Verdichtung der Lufttheilchen, in $k$ und $k'$ dagegen Schwingungsknoten, also maximaler Druckwechsel, aber minimale Bewegung der Lufttheilchen stattfindet. Man kann sich nun nach Weber in diese Röhre eine natürlich synchronisch mit den Lufttheilchen schwingende Zunge eingesetzt denken an drei verschiedenen Punkten

1. In einem Schwingungsknoten $k$, $k'$, $k''$.
2. In einem Schwingungsbauch $b$, $b'$, $b''$.
3. In keinem von beiden, sondern zwischen einem Schwingungsknoten und Schwingungsbauch, so dass
   a) ein Schwingungsbauch kurz vor der Zunge,
   b) ein Schwingungsknoten kurz vor der Zunge gelegen ist.

Streng genommen scheint der erste Fall unmöglich, da eine tönende Zunge sich in Bewegung befindet, in einem Knotenpunkt aber Ruhe, keine Oscillation der Lufttheilchen stattfinden soll. Aber gerade zeigt die Erfahrung, dass er der bei weitem häufigste und praktisch verwendbarste ist. Denn da die Bewegung der Zunge geringfügig ist, in ihrer unmittelbaren Nähe aber der grösste Druckwechsel stattfindet, wird sich auch daselbst am ehesten ein Knotenpunkt bilden, in dem ja auch nicht absolute Ruhe, sondern nur minimale Bewegung der Lufttheilchen beobachtet wird. Die Luft in solch einer Zungenpfeife schwingt daher ähnlich, wie in einer gedeckten Lippenpfeife; dort, wo die Zunge sitzt, muss man sich die Pfeife geschlossen denken, weil hier wie am geschlossenen Ende der Lippenpfeife der grösste Druckwechsel stattfindet. Da nun ausserdem das Rohr (den einfachsten Fall angenommen) = $^1/_4 \lambda$ ist, so gelangen die reflectirten (positiven oder negativen) Wellen immer zur selben Zeit in die unmittelbare Nähe der Zunge, wenn auch sie, indem sie angeblasen wird, dieselben Verdünnungen und Verdichtungen der Luft erzeugt. Dergleichen Pfeifen tönen laut und kräftig, ihre Zungen schwingen in weiten Excursionen hin und her, gebrauchen wenig Luft, aber einen nicht unbedeutenden Druck.

Die Tonhöhe solcher Zungenpfeifen ist nicht weit entfernt von derjenigen der frei angeblasenen Zunge, die Länge des Ansatzrohres ist dann immer nahezu gleich $^1/_4 \lambda$, $^3/_4 \lambda$, $^5/_4 \lambda$ etc.

2. Ganz anders liegt die Sache, wenn wir uns jetzt eine Zunge eingesetzt denken in einen Schwingungsbauch *b*, *b'*. Jetzt herrscht in ihrer unmittelbaren Nähe so gut wie gar kein Druckwechsel, sie wird deshalb auch dann, wenn die Luft im Rohr tönte, in Ruhe bleiben und durch Anblasen von dem Ende des Rohrs aus nicht in Schwingungen versetzt werden können. In Wirklichkeit stellt sich die Sache etwas anders; die Zunge spricht in der That sehr schlecht an und nur unter gewissen Bedingungen versagt sie ganz. Es entweicht unnütz eine Menge von Luft, die Excursionen der Zunge sind gering und die so erhaltenen Töne schlecht und unbrauchbar.[1] Sie treten, wie leicht ersichtlich ist und wie die Erfahrung zeigt, auf, wenn das Ansatzrohr nahezu gleich ist $^2/_4 \lambda$, $^4/_4 \lambda$, $^6/_4 \lambda$ etc.

3. Während in den beiden ersten beschriebenen Fällen durch das Ansatzrohr der Blaston der Zunge nicht oder kaum verändert wurde, ist die Ausführung des dritten Falles, dass die Zunge in irgend einem Punkt zwischen einem Schwingungsknoten und einem Schwingungsbauche eingesetzt wird, immer mit Aenderung des Zungentones vereint. Dieser dritte Fall schliesst zwei Möglichkeiten in sich.

---

1 Es ist hier die Gelegenheit zugleich die Ursache des unter diesen Umständen nicht selten auftretenden Doppeltones zu erledigen, dem bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Nehmen wir den Fall an, das Ansatzrohr sei $^1/_2 \lambda$, so werden, falls sich die Luftsäule in dem Rohr nicht in zwei schwingende Abtheilungen zerlegt, immer dann positive Wellen, welche den Schwung der Zunge unterstützen, in ihre unmittelbare Nähe gelangen, wenn sie beispielsweise ihren 1., 3., 5. Ausschlag, negative dagegen, welche den gleichgerichteten Ausschlag abschwächen, wenn sie ihren 2., 4., 6. Ausschlag vollführt. Es erfolgt also einmal, wenn die Zunge eine grosse Excursion ausführt, ein starker Luftstoss, im entgegengesetzten Falle aber ein schwacher. In solchen Fällen hören wir aber bekanntlich zwei Töne nebeneinander, den Grundton und seine Octave.

a) Es befinde sich zunächst die Zunge im Punkte $z$ und habe über sich den Schwingungsbauch $b'$, unter sich den Schwingungsknoten $k_{,}$. Sollen die Bewegungen der Zunge und die in ihrer Nähe befindlichen Lufttheilchen wieder synchronisch schwingen, so muss die Zunge nach abwärts sich bewegen, wenn auch die Lufttheilchen nach abwärts schwingen. Da diese aber von einem Schwingungsbauche fort auf einen Knotenpunkt zu sich bewegen, erzeugen sie eine Luftverdichtung in dem Raum der Pfeife unterhalb der Zunge. Diese Verdichtung erreicht ihr Maximum kurz bevor die Zunge am meisten nach abwärts sich bewegt und die Stellung $zu$ angenommen hat. Während dieses Schwunges wird sie von zwei Kräften beeinflusst, erstens von ihrer Elasticität, welche sie nach abwärts treibt, zweitens von der comprimirten Luft, welche sie nach aufwärts in die Röhre $zA$ hineinzubewegen sucht. Die Zunge schwingt also mit geringerer Geschwindigkeit abwärts, als wenn sie isolirt in freier Luft oscillirte. Ausserdem stellt sie die Communication zwischen $zB$ und $zA$ her, sobald sie gegen verdichtete Luft schwingend ihre Gleichgewichtslage nach abwärts überschritten hat.

Wenn die Zunge zurückschwingt und dabei die Bewegung der Lufttheilchen nicht stören soll, muss sie ihre Aufwärtsbewegung beginnen in dem Moment, in welchem auch die benachbarten Lufttheilchen einen Auftrieb nach oben erhalten und sich unter ihr in $k$ eine Luftverdünnung ausbildet. Das Maximum dieser Verdünnung wird eingetreten sein, wenn die Zunge etwa die Stellung $zo$ eingenommen hat. Wiederum also wird der Schnelligkeit ihres Schwunges Abbruch gethan, da die verdünnte Luft unter $z$ sie gewissermassen nach unten saugt, ihr einen Trieb nach unten, ihre Elasticität aber einen nach oben ertheilt. Der Ton der Zunge wird also vertieft im Vergleich mit demjenigen, den sie allein schwingend giebt.



Fig. 16.

Hieraus ergiebt sich nun Folgendes. Zunächst übersieht man leicht, dass bei dieser Art von Schwingung die Zunge als eine sogenannte einschlagende gestellt ist, welche eine Verbindung der Luft zwischen $zA$ und $zB$ immer nur herstellt, während sie in die verdichtete Luft nach $k$, hineinschwingt, dagegen die Pfeife abschliesst und in sie hinein sich bewegt (nach $zo$), wenn sich ausserhalb der Zunge (in $k_{,}$) eine Luftverdünnung ausgebildet hat. Es würde sich hiernach an dem Vorgange Nichts ändern, wenn wir uns die Pfeife in $z$ oder etwas unterhalb $z$ abgeschnitten dächten und sie von hier aus anbliesen. Auch dann würde die Zunge immer aus Luft mittlerer Dichtigkeit gegen verdichtete nach abwärts oder aus verdünnter gegen Luft von mittlerer Dichtigkeit sich aufwärts bewegen. Sie würde bei ihrem Niederschwung die Communication zwischen dem Windrohr $zB$ und dem Ansatzrohr $zA$ vermitteln, während die Verdichtung im ersteren allmählich zunimmt, und sie würde die beiden Räume von einander trennen, wenn sie sich in das Ansatzrohr hineinbewegt und sich unter ihr im Windrohr eine Luftverdünnung ausbildet. Da hiernach eine einschlagende Zunge der in $z$ befindlichen durchaus gleichwerthig ist, wird auch sie regelmässig einen tiefern Ton

geben, als die Zunge an und für sich isolirt schwingend erzeugt.[1]

b) Wenden wir uns nun zu dem letzten Fall und denken uns die Zunge in die Pfeife $AB$ in dem Punkte $z'$ eingesetzt, so dass sie unmittelbar über sich nicht einen Schwingungsbauch wie bei $z$, sondern den Schwingungsknoten $k$ hat. — Sollen die Oscillationen der Zunge wiederum synchronisch sein mit denjenigen der Lufttheilchen, so ist es klar, dass $z'$ nach abwärts schwingen muss, wenn auch die Lufttheilchen dieselbe Bewegungsrichtung haben. Die Zunge habe die Stellung $z\,o$, wenn in $k$ das Maximum der Luftverdichtung eingetreten ist; alsdann wird sie in Folge ihrer Elasticität und der über ihr bestehenden Luftverdichtung nach abwärts bewegt, wenn auch die Lufttheilchen von dem Knotenpunkt aus nach abwärts schwingen. Ihr Niederschwung wird also sich schneller vollziehen als in freier Luft. Während die Zunge hierbei ihre Gleichgewichtslage passirt oder eben passirt hat, setzt sie den dichteren oberen Luftraum mit dem dünneren unter ihr befindlichen in Verbindung. Ihr Rückschwung von $z,u$ nach $z,o$ beginnt, wenn auch die Lufttheilchen dieselbe Bewegungsrichtung einschlagen, wenn also in $k$ das Maximum der Luftverdünnung eingetreten ist. Auch hierbei unterstützt der Luftdruck ihre Elasticität; denn sie hat über sich verdünnte Luft, nach welcher zu sie sich bewegt. Ihr Aufschwung wird daher ebenfalls zeitlich verkürzt.

Eine Zunge $z,$ ist demnach einer sogenannten ausschlagenden Zunge gleichzusetzen, welche das Rohr $z,B$ abschliesst und von $A$ aus angeblasen wird. Sie giebt, wie überhaupt alle ausschlagenden Zungen, einen höheren Ton als derjenige ist, welchen sie isolirt schwingend erzeugt.

Diese Darstellung schliesst sich eng an die WEBER'schen Arbeiten und Ausführungen an. Indess scheinen mir letztere das Wesen der Sache nicht vollständig zu erschöpfen. Wenn, wie WEBER ausführt, eine einschlagende Zunge das eine Mal in verdichtete Luft hinein, das andere Mal aus verdünnter Luft heraus schwingen soll, was treibt sie denn schliesslich? warum kommt sie nicht innerhalb kurzer Zeit zur Ruhe? Hier ist, soweit ich sehe, eine Lücke in der Betrachtung. Die Zunge wird eben in gewissen Momenten getrieben, in andern aufgehalten.

3) Aus dem soeben Mitgetheilten und aus früheren Betrachtungen (s. S. 11) leuchtet ein, dass wir als dritten Factor, der die Tonhöhe einer Zungenpfeife beeinflusst, die Stellung derselben gegen ihren Rahmen betrachten müssen. Ist sie einschlagend gestellt, so ist ihr Ton stets tiefer als ihr Eigenton, ist sie eine ausschlagende, so findet das Entgegengesetzte statt.

4) ist zu erwähnen die Abhängigkeit der Tonhöhe von der Stärke des Anblasens. Die Angaben der Forscher über diesen Gegenstand gehen diametral auseinander. WEBER beobachtete

1 Dies ist natürlich auch sehr leicht aus einer directen Betrachtung ohne Zuhilfenahme der Schwingungen der Luftsäule in dem Ansatzrohr zu erweisen. Siehe den ähnlichen Fall der stumpfwinklig angeblasenen Membran (S. 11).

bei stärkerem Anblasen nie eine Erhöhung, sondern immer eine bedeutende Vertiefung des Tones; JOH. MÜLLER giebt dasselbe für grosse Zungen zu und meint, in Folge stärkeren Anblasens schwinge die Zunge in grösserer Länge als in Folge schwachen Anblasens, demzufolge sinke der Ton, indem gewissermassen eine grössere Zunge für eine kleinere substituirt werde. Andrerseits behauptet er aber mit Recht, dass die Zungen der Mundharmonika bei stärkerem Blasen mit ihrem Ton etwas in die Höhe stiegen und dass namentlich kleine Zungen (diejenige einer Kinderschalmei) auf diese Weise continuirlich um 1½ Octave gesteigert werden könnte.

Alle diese Thatsachen sind richtig und lassen sich unter folgenden Gesichtspunkten vereinigen. Zunächst ist es wichtig, ob die zu prüfende Zungenpfeife ein Ansatzrohr hat oder nicht. Ist sie mit einem solchen versehen, so ereignet sich fast regelmässig, dass, wenn sie bei starkem Luftdruck überhaupt noch gut anspricht, dann die kräftigen Lufterschütterungen in dem Ansatzrohr ihren Rhythmus demjenigen der Zunge aufdrängen und den Ton etwas in die Höhe treiben, da bekanntlich longitudinal schwingende Luftsäulen (wie diejenigen der Lippenpfeifen) in schnellere Oscillationen versetzt werden, sobald man sie mit verstärktem Luftdruck anbläst. Hat dagegen die Zunge kein Ansatzrohr oder nur ein sehr kurzes ($< \frac{1}{4}\lambda$), so wird durch verstärktes Anblasen der Regel nach der Ton vertieft, indem nach WEBER[1] eine in grossen Amplituden schwingende Zunge, gleich wie ein weit ausschlagendes Pendel, für einen grössern Ausschlag auch eine grössere Zeit braucht als für einen kleinern. (Auf dem gegenseitigen Abwägen jener beiden Factoren beruht bekanntlich die von WEBER gemachte Entdeckung „compensirter Orgelpfeifen", die auch bei dem verschiedensten Luftdruck ihren Ton halten.)

Hieraus folgt ohne Weiteres, dass es nur leicht bewegliche und nicht zu schwere Zungen sind, die überhaupt auf Aenderung des Luftdruckes mit Aenderung ihrer Tonhöhe reagiren. Schwere oder steife Metallzungen, die auch bei starkem Luftdruck nur innerhalb kleiner Excursionen hin- und herschwingen, werden in ihrer Tonhöhe nicht beeinflusst, sondern klingen nur lauter.

Schliesslich ist hierbei noch von Wichtigkeit die Stellung, welche die Zunge in ihrem Rahmen entweder von Haus aus hat oder welche sie in Folge stärkeren Anblasens im Mittel annimmt. Ereignet es sich nämlich, dass durch den verstärkten Luftdruck die Zunge eine andere Gleichgewichtslage annimmt, um welche sie, gleichsam stärker gespannt, hin- und herschwingt, so erhöht der verstärkte Luftdruck

1 Ann. d. Physik XIV. S. 397. 1828.

regelmässig ihren Ton. Diese Erhöhung beobachtet man ausnahmslos an allen ausschlagenden (membranösen) Zungen, selten dagegen an einschlagenden.

*2. Die kleineren leichten Zungen*

zeigen noch folgende Besonderheiten.

a) Die durchschlagenden folgen im Allgemeinen den oben ausführlich besprochenen Gesetzen. Nur ist es begreiflich, dass, wenn dergleichen Zungen mit Ansatzröhren versehen werden, die Verdichtungs- und Verdünnungswellen einen bei weitem grössern Einfluss auf sie ausüben, als auf die trägen Massen der grossen von WEBER untersuchten Zungen. Diese springen leicht auf ihren ursprünglichen Ton zurück, jene vertiefen bei der Verlängerung des Ansatzrohrs, wie beispielsweise die Zunge der Clarinette, ihren Ton fort und fort und schmiegen sich genau an die Oscillationen der Luftsäule des Ansatzrohres an.

Dabei ist folgender von mir beobachtete Punkt, wie ich glaube, von Interesse. Wenn man zwei gleich grosse Zungen hat, von denen die eine überall gleich dick ist (wie die WEBER'schen Zungen), die andere hingegen von vorn nach hinten an Dicke gleichmässig zunimmt (dabei vorn möglichst dünn, hinten aber etwa zweimal dicker als die erste Zunge durchweg ist), so wird die erste Zunge viel weniger durch ein Ansatzrohr beeinflusst als die zweite. Eine gleichmässige dicke Messingzunge, 3,5 cm. lang, 0,7 cm. breit und 0,3 mm. dick, vertiefte sich beispielsweise durch ein Ansatzrohr von 160 cm. um eine Secunde, eine nach vorn zu sich verdünnende von derselben Grösse und aus demselben Material, hinten 0,6, vorn 0,18 mm. dick, um eine Quart. Ohne Ansatzrohr gaben beide Zungen annähernd denselben Ton.

Diese praktisch wichtige Thatsache — denn die Zungen sämmtlicher Holzblasinstrumente (Oboe, Clarinette, Fagot), sowie die meisten Zungen von Harmonien etc. (s. S. 12) sind nach vorn zu dünner — erklärt sich folgendermassen. Da die vordersten Partien der Zunge die grössten Excursionen ausführen, so wird für ihre Bewegung ein grosser Theil der lebendigen Kraft des Luftstroms verwendet, und natürlich um so mehr, je weiter sie ausschlagen und je schwerer sie sind. Umgekehrt wird um so weniger lebendige Kraft des Luftstroms verbraucht, je geringer caeteris paribus die Excursionen und je leichter gerade diejenigen Theile sind, welche die bedeutendsten Ortsveränderungen ausführen. Letzteren beiden Bedingungen genügen die nach vorn sich im Dickendurchmesser verjüngenden Zungen.

Ausserdem ist hierbei von Wichtigkeit, dass Zungen, welche vorn und hinten gleich dick sind, schon bei geringer Verstärkung des Luftdruckes in weitem Bogen hin- und herschwingen. Die Luft fliesst demzufolge sehr schnell ab, eine bedeutende Verstärkung des Luftdruckes kommt gar nicht zu Stande. So wie er selbst, bleiben auch seine im Ansatzrohr erzeugten Schwankungen gering. Dahingegen bewegen sich

die Zungen, welche nach vorn dünner werden, selbst bei sehr starkem Luftdruck in relativ geringen Excursionen und gestatten somit die Anwendung starken Luftdrucks. Ja je stärker dann der Luftdruck, um so bedeutender auch — bei gut den Rahmen ausfüllenden Zungen — seine Schwankungen, um so grösser seine Wirkung auf die Zunge selbst. Auch die Zunge der Maultrommel, deren Ton durch den Eigenton der Mundhöhle bestimmt wird, ist nach demselben Princip gebaut.

b) Die festen, leichten, aufschlagenden Zungen verdienen noch eine besondere Betrachtung.

Was zunächst ihren **Klang** anlangt, so ist derselbe, weil er sich aus einer sehr grossen Menge von Obertönen zusammensetzt, die unter sich zu Dissonanzen Veranlassung geben, als schön nicht zu bezeichnen; er ist vielmehr schreiend, blökend oder unter günstigeren Bedingungen hart und scharf.

Nichtsdestoweniger sind dergleichen Klänge in der orchestralen Musik, weil von durchdringender Kraft und leichter Beweglichkeit, vielfach in Anwendung. Zudem wird ihnen durch passende Ansatzröhren und eine von A. Ellis [1] erwähnte Modification der Zunge viel von ihrer Schärfe genommen. Diese Modification besteht darin, dass ein grosser Theil — wie es scheint englischer — Orgelbauer die aufschlagenden Zungen an ihrem Ende schwach krümmt, so dass sie nicht mit einem Male gegen den Rahmen schlagen, sondern sich allmählich an diesem abrollen.

Der ungemein zusammengesetzte Klang jener Zungen kommt bekanntlich dadurch zu Stande, dass die ihn erzeugenden Luftstösse, wie bei einer guten Sirene, vollständig von einander durch Pausen getrennt sind und selbst ungemein jäh und schnell erfolgen.

Ich habe mich durch die S. 14 beschriebenen Methoden direct von der Schwingungsart grösserer und kleinerer aufschlagenden Zungen überzeugt (s. Fig. 14, S. 17). Fig. 17 stellt die Schwingungscurve einer kleineren messingenen aufschlagenden Zunge dar, welche 1,5 cm. lang und

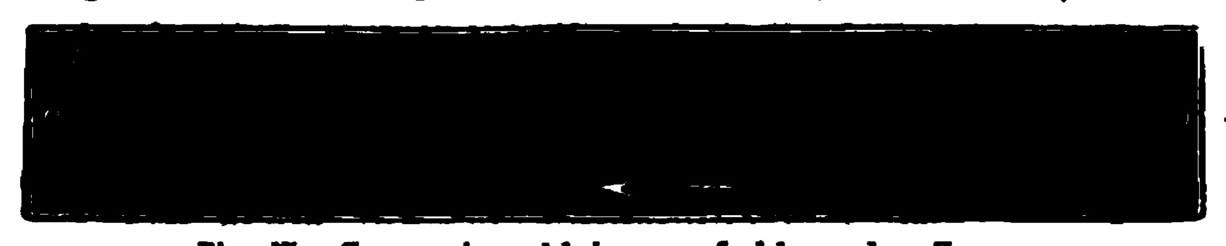


Fig. 17. Curve einer kleinen aufschlagenden Zunge.

,5 cm. breit und sehr dünn war. Man sieht die annähernd gleichmässige eschwindigkeit, welche die Zunge auf allen Punkten ihrer Bahn aufweist. er Schlag gegen den Rahmen erfolgt mit ziemlicher Kraft und Schnelligeit. Hiermit hängt es zusammen, dass jegliche aufschlagende Zunge inen höhern Ton giebt, als wenn sie als einschlagende gestellt ist. Denn ndem sie mit noch bedeutender lebendiger Kraft auf den Rahmen aufchlägt und in ihrem Schwunge aufgehalten wird, so begreift es sich, arum sie wie ein Pendel, das man nicht ausschwingen, sondern von nem elastischen Gegenlager abspringen lässt, Zeit erspart und jede ihre vollständigen Oscillationen in kürzerer Zeit ausführt, als wenn sie ganze

1 Engl. Uebersetzung von Helmholtz's Tonempfindungen. App. XIX. p. 711.

Oscillationen zu machen hätte. Von dieser Thatsache überzeugt man sich sehr leicht, wenn man eine Zunge einmal durch ihren Rahmen hindurchschwingen lässt und sie dann durch Unterschieben eines passenden Rähmchens zu einer aufschlagenden macht. Ihr Ton erhöht sich, je nachdem sie früher oder später in ihrem Schwunge aufgehalten wird, um eine Terz bis Quinte.

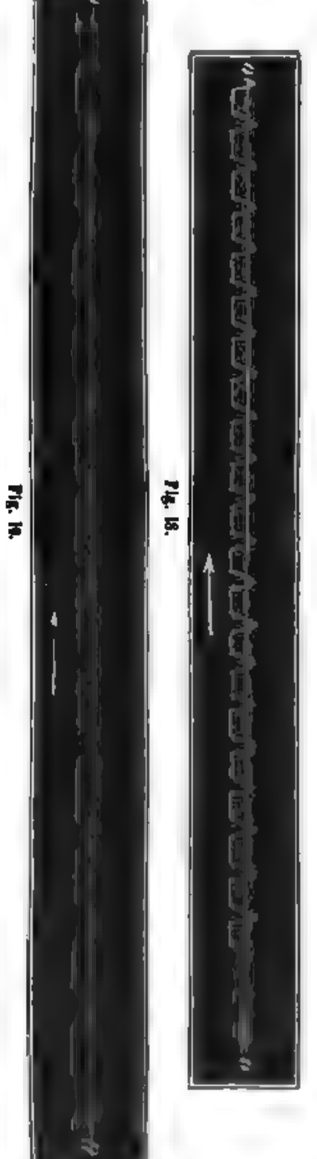


Fig. 19.

Fig. 18.

Von höchstem Interesse ist nun weiter die Schwingung derselben leichten aufschlagenden (einschlagenden) Zunge, wenn deren Ton durch ein Ansatzrohr bedeutend vertieft ist. Wie leicht begreiflich, folgt solch' eine Zunge sehr genau den Schwingungen der Luft im Ansatzrohr und lässt sich deren Rhythmus aufnöthigen.

Wie dies geschieht zeigt die nebenstehende Curve (Fig. 18). Die Zunge bleibt, wie man sieht, eine geraume Zeit auf dem Rahmen liegen, wie wenn sie angeklebt wäre, dann schnellt sie in die Höhe und fliegt schliesslich ebenso schnell auf den Rahmen nieder; der Aufschlag ist so heftig, dass die Zunge mitunter in kleine Erzitterungen geräth, die man auch als ein klirrendes, den Ton verunreinigendes Geräusch hören kann. Nichtsdestoweniger kann sie vom Rahmen nicht los; die jetzt in dem Rohr herrschende Luftverdünnung saugt sie an; wird diese durch eine Luftverdichtung ersetzt, kommt also die Welle, nachdem sie das Rohr entlang gelaufen ist, wieder an der Zunge an, so öffnet sich diese für ganz kurze Zeit. Die Luft des Windrohres tritt in das Ansatzrohr und ein momentaner Luftstoss wird erzeugt.

Man sieht auf das Allerdeutlichste, wie hier der Zungenton sich aus einer Reihe getrennter, einzelner Luftstösse zusammensetzt. Uebrigens war der Ton dieser Zunge ohne Ansatzrohr schreiend, blökend, mit einem Ansatzrohr von Kautschuk aber weich, ähnlich einem Fagot.

Wurde ein kürzerer oder längerer Schlauch angesetzt, so verkürzten oder verlängerten sich die horizontalen Stücke der Curve. Ungemein zierlich sieht eine derartige Curve aus, wenn man sie sich subjectiv vermittelst einer Glasperle zur Anschauung bringt (s. S. 15).

Weiterhin ist es mir sogar gelungen, an einer noch dünnern, höher gestimmten Zunge von elastischem Messingblech direct den Kampf der

Lufterschütterungen des Ansatzrohres mit den Eigenschwingungen der Zunge zu beobachten. Fig. 19 zeigt deutlich diesen Kampf, in welchem, was den schliesslichen Effect für das Ohr anlangt, die Lufterschütterungen des Ansatzrohres den Sieg davon tragen. Die Zunge schwingt so schnell, dass sie vom Rahmen entfernt 2—4 Oscillationen ausführt. Dann wird sie von der Verdünnungswelle im Ansatzrohr auf den Rahmen niedergerissen und bleibt eine geraume Zeit haften. Hierauf erfolgt ihr Aufschwung ins Windrohr und die gleichzeitig eintretende Luftverdichtung im Ansatzrohr u. s. f.[1]

Die Tonhöhe von dergleichen Zungenpfeifen folgt, falls sie kein Ansatzrohr haben, im Wesentlichen den oben ausführlich dargelegten Gesetzen. Besitzen sie aber ein solches, so lässt sich ihr Ton bis in infinitum vertiefen. Niemals springt er auf seine erste Höhe zurück, sondern geht schliesslich bei allzulangem Ansatzrohr in ein klapperndes Geräusch über.

Zu den eben beschriebenen Zungenpfeifen gehören alle hölzernen Blasinstrumente des Orchesters, die Clarinette, die Oboe und das Fagot. Ihre Zungen sind aufschlagende, beziehungsweise (bei den beiden letzten Instrumenten) gegenschlagende, welche den Luftstrom auf kürzere oder längere Zeit vollständig unterbrechen, indem sie entweder gegeneinander oder gegen die Unterlage aufschlagen oder sich ihr wenigstens auf ein Minimum nähern. Namentlich schwingen die Zungenblätter des Fagot ganz ähnlich, wie die Fig. 18 und 19 es darstellen.

### 3. *Die membranösen Zungenpfeifen.*

Wir handeln schliesslich noch von den membranösen Zungenpfeifen, die ein um so grösseres Interesse für sich in Anspruch nehmen, als sie gegenüber den Pfeifen mit festen Zungen manche Eigenthümlichkeiten darbieten und der menschliche Kehlkopf unzweifelhaft eine membranöse Zungenpfeife darstellt.

Wenn man eine Membran quer über die Oeffnung eines Cylinders spannt, so dass sie die Hälfte seiner Grundfläche überzieht und von der andern Seite her gegen den freien Rand der Membran ein festes „Gegenlager“ aus Pappe, Messing etc. bis fast zur Berührung derselben heranschiebt, so hat man eine sogenannte einlippige membranöse Zungenpfeife hergestellt, die von ihrer oberen, wie unteren Seite angeblasen, leicht zum Tönen gebracht wird. Den einlippigen Zungenpfeifen gegenüber stehen die zweilippigen, die anstatt des Gegenlagers eine zweite Membran aufweisen, welche der ersten bis zur Bildung eines feinen Spaltes genähert ist.

Dergleichen membranöse Zungen sind durchschlagende, sie können

---

1 Die Figur 19 zeigt auch unmittelbar, dass die Lufterschütterungen im Ansatzrohr um so eher die Eigenschwingungen der Zunge überwältigen, je langsamer die ersten und je schneller die letzten an und für sich erfolgen, mit andern Worten, je höher die Zunge gestimmt ist und je länger ihr Ansatzrohr ist (Fagot), eine Thatsache, welche HELMHOLTZ auch theoretisch festgestellt. — Ueber weitere Eigenschaften des Ansatzrohres siehe weiter unten S. 34 unter „membranöse Zungen“.

aber leicht in auf- oder gegenschlagende verwandelt werden, wenn man bei den einlippigen das Gegenlager unter (oder über) den freien Rand der Membran hinausschiebt oder bei Doppelzungen dafür sorgt, dass sich ihre freien Ränder in mässiger Ausdehnung berühren. Letzteren Zweck erreicht man am besten, indem man die Membranen nicht gerade zu quer, sondern schief gegen die Richtung des Rohres stellt. Dann schlägen sie mit ihren freien Rändern wie zwei gegeneinanderklatschende Hände zusammen.

Man hat mancherlei Methoden angegeben, sich dergleichen Zungen, die als ein künstlicher Kehlkopf betrachtet werden können, anzufertigen. Meiner Erfahrung nach ist folgende die einfachste. Man zieht auf ein cylindrisches Rohr ein dünnes, kurzes Kautschukrohr auf, so dass es des ersten Verlängerung bildet, fasst mit dem Daumen und Zeigefinger jeder Hand zwei diametral gegenüber liegende Stellen des Kautschukrohres und zieht dieselben auseinander, so dass das kreisförmige Ende in eine gerade Linie verwandelt wird und die Enden des Rohres sich wie zwei Lippen berühren. Dergleichen Pfeifen geben kräftige und laute Töne, sprechen gut an und sind geeignet, fast alle an membranösen Zungenpfeifen zu beobachtenden Thatsachen leicht zu demonstriren. Die Spannung der Zungen, ihre Länge und Breite sind auf das leichteste zu verändern und die dabei auftretenden Töne zu beobachten.

Membranöse Zungenpfeifen klingen mit geringen Ausnahmen weicher als Zungen aus festem, wenig nachgiebigem Material. Die Ursache hiervon liegt in ihrer eignen Weichheit und in der Art und Weise, wie sie demgemäss den Luftstrom unterbrechen. Solch' kurze abgebrochene Luftstösse, wie gewisse feste, namentlich aufschlagende Zungen erzeugen, werden durch ihre Schwingungen nicht hervorgebracht; sie öffnen allmählicher und schliessen allmählicher das Windrohr und nur wenn sie mit grosser Kraft gegen einander schlagen oder irgendwie momentane, vollständige Verschlüsse erzeugen, nähert sich ihre Klangfarbe derjenigen der festen Zungen, sie wird schärfer und reicher an hohen Obertönen.[1]

Vermittelst der oben (S. 14) beschriebenen Methoden gelang es mir ebenfalls über den Schwingungsmodus derartiger Zungen ins Klare zu kommen. Hierbei ergab sich Folgendes.

Die Helmholtz'sche Angabe, dass sie pendelartig schwingen, gilt keineswegs ausnahmslos, sondern bezieht sich nach meiner Erfahrung nur auf dickere und nicht aufschlagende Zungen.

Um die Schwingungen membranöser Zungen aufzuzeichnen, verfährt man am besten wie folgt. Man stellt sich aus Messingblech ein Rohr her, wie nebenstehendes, s. Fig. 20, welches an dem einen Ende *ab* rund, an dem andern aber *cd* platt ist. Die eine Wand an dem platten Ende, *bc*

---

1 Merkel hat die Schwingungsart membranöser, namentlich zweilippiger Zungenpfeifen auf das Scrupulöseste untersucht und hiernach vier verschiedene, auch in ihrem Klange von einander abweichende Register unterschieden, betreffs deren ich hiermit auf seine Anthropophonik verweise.

ragt nicht so tief herab, wie die andere *ac* und über das freie Stück *cdef* wird die Kautschukmembran ausgespannt, welche mit ihrem freien Rand entweder ganz oder fast ganz auf *cd* aufliegt und nahe ihrer Mitte die zeichnende Borste *g* trägt. Bläst man in der Richtung des Pfeils, so schwingt die Membran und schlägt je nach der Stellung des Gegenlagers *cd* entweder auf dasselbe auf oder berührt es überhaupt gar nicht. Im ersten Fall sind der Regel nach die Töne grell und schreiend, im zweiten dumpf und matt. Nebenstehende Curven (Fig. 21 und 22) erläutern ohne Weiteres den Schwingungsmodus.

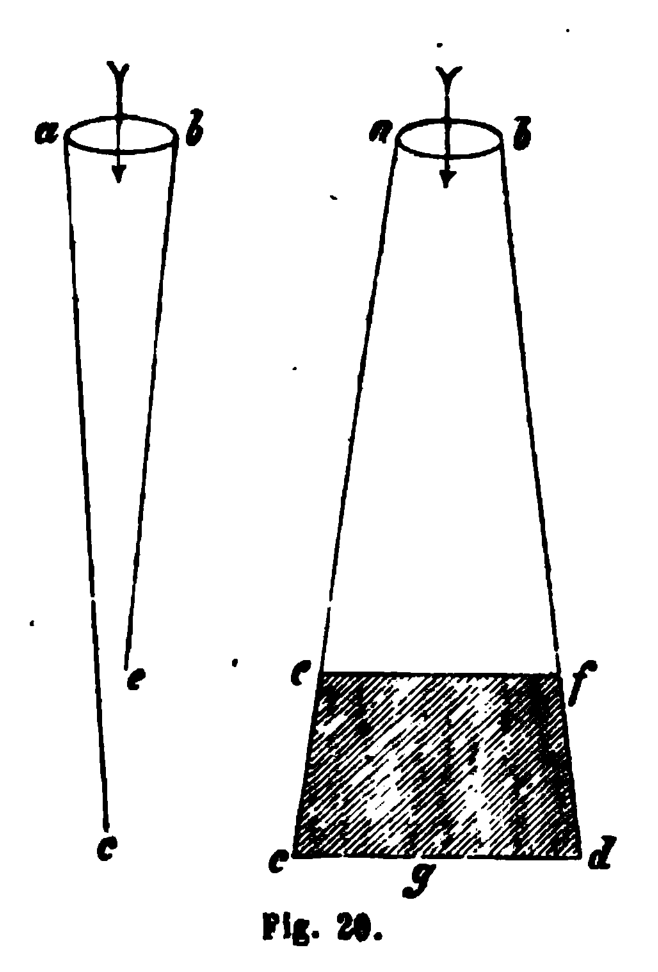


Fig. 20.

Im Allgemeinen weicht die Schwingung membranöser Zungen insofern von derjenigen der festen ab, als letztere nur in einer einzigen Art, entweder als einschlagende oder — was seltener, als ausschlagende, die membranösen aber auf


Fig. 21. Curve einer aufschlagenden membranösen Zunge.


Fig. 22. Curve einer membranösen Zunge, die nicht aufschlägt.

mancherlei Weise ihre Oscillationen ausführen können. Damit hängt es zusammen, dass man irgend eine beliebige feste Zunge immer nur von einer Seite mit Erfolg anblasen kann; es gelingt fast nie eine eine Metallzunge durch Blasen und Saugen vom Windrohr aus zum Tönen zu bringen, bei einer membranösen ist das die Regel, wie dies schon Joh. Müller, Merkel u. A. erkannt haben.

Freilich ist der Ton, wenn man von ein und derselben Seite die Pfeife einmal durch Saugen, das andere Mal durch Blasen zum Tönen bringt, nicht immer derselbe. Dies führt uns zur Frage, wovon überhaupt die Tonhöhe abhängig ist.

1) Die Höhe des Klanges ist abhängig von den Eigenschaften der Membran, ihrer Grösse, Gestalt, Schwere, Elasticität, ohne dass man jedoch meines Wissens genauere Angaben hierüber gemacht

hat. Grosse Membranen tönen tiefer als kleine, solche, deren schwingender Rand irgendwie beschwert ist, tiefer als nicht beschwerte, hochgradig elastische höher als wenig elastische u. s. f.

2) Als zweiter wichtiger Factor aber tritt jetzt auf die Spannung. Es war JOH. MÜLLER, der zuerst an ausgeschnittenen Kehlköpfen, sowie HARLESS und MERKEL, welche an künstlichen Kehlköpfen, deren Zungen aus Kautschukblättern bestanden, den Einfluss der Spannung auf die Tonhöhe studirten. Auch hier stossen wir wieder auf complicirte Verhältnisse. HARLESS, der sich offenbar von den älteren Forschern des besten Apparates bediente — die Membran war quer über die Fläche eines hohlen Würfels gelegt und konnte, indem sie auf einer Seite über eine Frictionsrolle lief, beliebig gespannt werden; ihr gegenüber befand sich das bewegliche Gegenlager — giebt an, dass die Tonhöhe nicht im Verhältniss der Quadratwurzeln der spannenden Gewichte steigt, sondern, was ich bestätigen kann, dass, je breiter namentlich die zu spannenden Membranen sind, man mehr als $n^2$mal so viel Gewichte braucht, um die Tonhöhe, beziehungsweise die Schwingungszahl auf das $n$fache zu erheben. Bestimmte Gesetze lassen sich auf Grund der Empirie kaum feststellen, da noch eine Menge von Schwierigkeiten und störenden Bedingungen (Ungleichmässigkeit in der Spannung, Ungleichartigkeit des Materials u. s. w.) sich mit derartigen Versuchen verbinden.

Handelt es sich um kleinere, zweilippige Zungen, wie ich sie S. 30 beschrieben habe, so lassen sich diese leicht und bequem spannen; dieselben verlängern sich aber natürlich — wie auch die Stimmbänder — bei ihrer Spannung (bei den HARLESS'schen Versuchen war eine Verlängerung der Membran durch erhöhte Spannung nicht möglich) und geben wohl wesentlich aus diesem Grunde stets tiefere Töne, als Saiten, welche durch dieselben steigenden Gewichte gespannt wurden.[1]

3) Die Stellung der Zunge zu ihrem Rahmen ist ein weiterer Punkt, der so wie bei den festen Zungen auch hier die Tonhöhe beeinflusst. Bereits JOH. MÜLLER macht die richtige Bemerkung, dass Lage und Gestalt des Rahmens oder Gegenlagers den Ton der membranösen Pfeife fast regelmässig ändert. „Lege ich“, so sagt er, „gegen eine membranöse Zunge, die auf dem Ende eines Windrohres aufgespannt ist, eine feste Platte von Pappe oder Holz,

---

1 S. HARLESS, Wagner's Handwörterb. IV. S. 608 u. MERKEL, Anthropophonik S. 684.

so ist der Ton derselbe, mag die feste Platte gerade der Zunge gegenüber, d. h. in einer Ebene mit derselben sein oder nach einwärts gegen das Windrohr gedrückt werden. Wird aber die Platte so aufgelegt, dass ihr Rand vor der Ebene der Zunge liegt, so ist der Ton vom Windrohr aus erregt, viel tiefer, oft um das Intervall von *c* und *f* tiefer." Im ersten Fall, fügen wir hinzu, handelte es sich um eine ausschlagende, im zweiten um eine einschlagende Zunge, von denen die erste einer stumpfwinklig, die zweite einer spitzwinklig angeblasenen Membran gleichzusetzen ist (s. S. 11).

Die grosse Reihe von Versuchen, die Harless und die beinahe unendliche, die Merkel über die Tonhöhe membranöser Zungenpfeifen angestellt hat, lassen sich fast sämmtlich auf dieses einfache Princip zurückführen.

Den festen, aufschlagenden Zungen entsprechen sowohl die membranösen (einlippigen) aufschlagenden, als auch die (zweilippigen) gegenschlagenden Zungen. Für sie, für die Art und Höhe ihres Klanges gelten im Wesentlichen dieselben Gesetze, die wir bei den festen, aufschlagenden Zungen des Weiteren auseinandergesetzt. Ihr Ton ist unter allen Umständen höher als der Ton derselben Membran, wenn sie als durchschlagende Zungen auftreten, und ist ausserdem viel schärfer und reicher an hohen Obertönen, weil die von ihnen erzeugten Luftstösse durch kürzere oder längere Pausen von einander getrennt sind.

Auch die Tonhöhe einer und derselben auf- und zugleich ausschlagenden Zunge lässt sich noch innerhalb bedeutender Grenzen variiren, wenn man das Gegenlager gegen die Zunge heranrückt und diese selbst zwingt, um eine andere Gleichgewichtslage und zwar als stärker gespanntes Gebilde zu schwingen. Man hat, um sich hiervon zu überzeugen, nur nöthig, zwischen Zunge und Gegenlager, die am besten etwa in der Richtung des Windrohres liegen (s. Fig. 18), ein Stück Papier oder Kartenblatt etc. zu schieben. Sofort wird der Ton erhöht.

An zweilippigen Zungen ist ausserdem noch die Frage zu entscheiden, welche Töne gehört werden, wenn die Zungen von Haus aus ungleich gestimmt sind. Für sie stellte Joh. Müller folgende Regel auf: „diejenige Lamelle tönt, welche bei dem jedesmaligen Anspruch des Blasens am leichtesten in Schwingung versetzt werden kann und ist der Anspruch der Bewegung beider Lamellen angemessen, so können sogar beide schwingen und sich zu einem einfachen Ton accomodiren; sie können aber auch verschiedene Töne

1 Merkel unterscheidet bei dergleichen zweilippigen Zungen geradezu eine Menge Register, die aber meiner Meinung nach sich alle unter die oben ausgesprochenen Gesichtspunkte unterordnen lassen. Die Zungen schlagen entweder aus oder ein und sind entweder als durch- oder aufschlagende eingestellt.

oder der Anspruch, wenn er sich verändert, hinter einander beide Töne hervorbringen."

Im ersten Fall handelt es sich um eine einfache Zunge, für welche die andere das Gegenlager darstellt, im zweiten entweder um die Schwingung einer oder beider Membranen derart, dass die durch ihre Oscillationen erzeugten Lufterschütterungen ihrer Stärke nach nicht gleich sind, sondern periodisch an Stärke abwechseln. Würde beispielsweise mit jedem zweiten Schwunge der ersten Membran auch die zweite eine Bewegung nach derselben Richtung hin ausführen, so öffnete sich jedesmal das Windrohr mehr, als wenn nur eine Membran die Oeffnung desselben vermittelte. Es würde also abwechselnd ein starker und ein schwacher Luftstoss erfolgen, wir hörten zwei Töne, die eine Octave von einander entfernt liegen.

4) Die Stärke des Anblasens ist bei den membranösen Zungen von viel grösserer Bedeutung als bei festen, einmal, weil sie eher als diese um eine andere Gleichgewichtslage schwingen können und dann gewissermassen stärker gespannten Zungen gleichen und zweitens, weil sie meistens als ausschlagende Zungen gestellt sind, die, wie wir gesehen, durch den verstärkten Luftdruck unter allen Umständen in ihren Schwingungen beschleunigt werden, während von einschlagenden dies nur ausnahmsweise gilt. Schon LISKOVIUS[1] und JOH. MÜLLER geben gemeinschaftlich an, durch verstärktes Anblasen mit dem Munde den Ton membranöser Zungenpfeifen um etwa eine Quinte erhöhen zu können.

5) Schliesslich ist noch das Ansatz- beziehungsweise Windrohr von Einfluss auf die Tonhöhe. Aus der grossen Fülle von Thatsachen, welche über diese Angelegenheit von JOH. MÜLLER, RINNE[2], HARLESS und namentlich MERKEL niedergelegt wurden, sowie aus eignen Untersuchungen lassen sich folgende allgemeine Gesichtspunkte ableiten. Die folgenden Thatsachen gelten auch mutatis mutandis für Zungenpfeifen mit festen Zungen, werden aber hier, weil an membranösen Zungen gefunden, auch bei ihnen besprochen.

Damit das Ansatzrohr einen Einfluss auf die Höhe der Zunge ausübe, ist zunächst dessen Gestalt und Grösse von hervorragender Wichtigkeit. Handeln wir zunächst von cylindrischen Ansatzröhren, so dürfen dieselben unter keinen Umständen im Vergleiche zur Zunge zu weit sein und müssen ausserdem aus festem Material bestehen, dessen innere Wände glatt sind. Rauhigkeit zerstört die Regelmässigkeit der Schwingungen ebenso, wie allzu grosse Nachgiebigkeit. Enge, feste Röhren dagegen sind aus zwei Gründen vor-

1 LISKOVIUS, Physiologie der menschl. Stimme. Leipzig 1846.
2 Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 1.

zugsweise geeignet, den Eigenton der Zunge zu verändern. Einmal lehrt die Theorie und Praxis, dass sie stets nur für einen oder ein Paar sehr nahe gelegene Töne als Resonanzräume dienen, während bei Röhren mit grösserem Querschnitt sich die stärkere Resonanz auf einen breiteren Theil der Scala erstreckt.[1] Ausserdem ist die Art, wie die Luft in ihnen schwingt, eine andere als in weiten. Selbst angenommen, dass das Maximum der Luftverdichtung und Verdünnung in beiden Fällen gleich gross sei, so vollziehen sich doch die Druckschwankungen in einer engen Röhre viel rapider und jäher als in einer weiten. Es führt dies, nebenbei bemerkt, zur Erzeugung von vielen Obertönen, an denen enge Pfeifen stets reicher sind als weite.

Es liegt nun auf der Hand und lässt sich experimentell sehr leicht nachweisen, dass derartige kurze und kräftige Luftstösse viel eher und leichter die Schwingungen der Zunge verändern als Luftstösse von derselben Intensität, die sich aber langsam und allmählich vollziehen.[2]

b) Ist das Ansatzrohr ein conisches und befindet sich die Zunge nahe an der Spitze des Kegels, so ergiebt die Erfahrung, dass dergleichen Ansatzröhren, wie diejenigen des Fagot und der Oboe sind, den Ton selbstverständlich in anderer Weise beeinflussen, als cylindrische von gleicher Länge. Während bei einer Zungenpfeife mit cylindrischem Ansatzrohr die Luft wie in einer gedeckten Lippenpfeife schwingt (s. S. 22) und demzufolge auch nur die ungeradzahligen Obertöne in dem Klange derartiger Instrumente wie in demjenigen der Clarinette enthalten sind, so weisen Zungenpfeifen mit conischen Ansatzröhren nach der Angabe der meisten Autoren[3] in ihrem Klange alle Obertöne, auch die geradzahligen auf. Er gleicht somit eher dem Klange offener Lippenpfeifen. Oboe und Fagot „octaviren“ daher, das heisst springen bei Ueberblasung in die Octaven über, die Clarinette octavirt nicht, ihre Ueberblasung führt gleich zur Entstehung des dritten Obertones, der Quinte in der Octave.

---

1 S. Helmholtz, Tonempfindungen S. 604.

2 Einige der hier geschilderten Beziehungen konnte Helmholtz in folgender Formel zusammenfassen:

$$\sin \frac{4\pi (l+a)}{\lambda} = \frac{4\pi}{\lambda} Q . \beta^2 \frac{L^2}{\lambda^2 - L^2},$$

in welcher $l$ die Länge des Ansatzrohres, $a$ eine von der Form der Röhre abhängige Constante, $L$ die Wellenlänge des Tones der freien Zunge, $\lambda$ die des wirklich eingetretenen Tones, $\beta^2$ eine Constante, die bei Zungen von leichtem Material und grösserer Reibung grösser ist als bei schwerem und vollkommen elastischem Material.

3 S. Zamminer, Die Musik und die musikalischen Instrumente S. 295. Giessen 1855.

Es hat nun aber HELMHOLTZ [1] gezeigt, dass die kräftig ansprechenden höheren Töne einer conischen Röhre weder genau das eine, noch genau das andere thun. Er fand vielmehr, dass eine membranöse Zungenpfeife mit einem conischen Ansatzrohr von Zink, welches folgende Masse hatte: Länge $l = 122,7$ cm., Durchmesser der Oeffnungen 5,5 und 0,7 cm., in ihren tieferen Obertönen sich allerdings nahe an diejenigen einer offenen Pfeife anschloss, dass die hohen dagegen (vom 6.—9.) denen einer gedeckten Pfeife nahezu gleich kamen. Und zwar war die Länge der imaginären offenen Pfeife annähernd gleich der Länge des ganzen Kegels von der Grundfläche bis zur Spitze, diejenige der gedeckten annähernd gleich der Länge der abgestutzten.

Wenn man daher bei Trompeten und Hörnern die durch verstärktes Anblasen zu erzeugenden höheren Töne gleich denen einer offenen Pfeife setzt, so begeht man einen Fehler; denn die oberen sind verhältnissmässig zu tief gegen die unteren.

Diesem Fehler helfen die Musiker auf zweierlei Weise ab. Der zu hohe Ton lässt sich durch „Stopfen", d. h. durch Einführen der vollen Hand in den Schallbecher, ein wenig niedriger, der zu niedrige durch „Treiben", d. h. durch einen mässig verstärkten Luftdruck ein wenig erhöhen.

2. Von weiterer Bedeutung für die Wirkung der Ansatzröhren ist die Art der Zunge. JOH. MÜLLER, RINNE und MERKEL haben unter ihren Versuchen eine grosse Menge negativer, bei denen also eine Verlängerung des Ansatzrohres keinen Einfluss auf die Tonhöhe der Zunge ausübte. Ein grosser Theil jener Versuche ward aber angestellt mit grossen Kautschukblättern, die 16 mm. und mehr breit waren. In der That äussert auf dergleichen Membranen ein kürzeres oder längeres Rohr desshalb keine Wirkung, weil selbst, wenn in ihrer Nähe ein bedeutender Druckwechsel in Folge der reflectirten Wellen stattfände, dieser doch nicht ausreichte der grossen Masse eine bestimmte Schwingungsart aufzunöthigen, und weil ausserdem grosse Membranen, wenn sie überhaupt tönend schwingen sollen, in ziemlich bedeutenden Excursionen sich bewegen und es in Wirklichkeit zu starken Luftdruckschwankungen gar nicht kommen lassen.

Kleine Zungen sind es daher, welche am ehesten einen beliebigen Schwingungsrhythmus annehmen, da sie selbst kleine Excursionen

---

1 HELMHOLTZ, Die Lehre von den Tonempfindungen S. 627. Braunschweig 1877. Die Gesetze, welche hierbei herrschen, sprach HELMHOLTZ in folgender Formel aus:

$$tang \frac{2\pi(l+a)}{\lambda} = -\frac{2\pi r}{\lambda},$$

in welcher die Buchstaben dasselbe wie oben bezeichnen und $r$ den Abstand der Zunge von der ideellen Spitze des Kegels bedeutet.

machen und auf ihre geringe Masse ein periodischer Druckwechsel eher wirksam sein kann, als auf die bedeutende Masse grosser Zungen. Desshalb sehen wir auch, dass bei den Versuchen Rinne's die Wirkung der Ansatzstücke um so bedeutender zu Tage trat, je schmaler der schwingende Zungenrand durch Decken der nicht schwingenden Theile gemacht wurde.

War beispielsweise die Breite des schwingenden Randes = 3''', so betrug der Unterschied des höchsten und niedrigsten Zungentones, der durch passende Verlängerung des Ansatzrohres erreicht werden konnte,

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| eine | Quinte | von cis' | bis gis'; | bei einer Breite von | $3\,^1/_2'''$ |
| „ | Quarte | „ cis' | „ fis', | „ „ „ „ | 4''' |
| „ | Terz | „ cis' | „ e', | „ „ „ „ | $6\,^1/_2'''$ |
| „ | Secunde | „ c' | „ d'. | | |

Den kleinen, stark gespannten Zungen gegenüber stehen die grossen, schlaffen, die durch kein Ansatzrohr irgend welcher Art in ihrer Tonhöhe verändert werden, namentlich wenn sie schon bei mässigem Luftdruck ansprechen. Zu ihnen gehören die menschlichen Lippen, die Stimmbänder eines aus der Leiche herausgeschnittenen Kehlkopfes und schlaffe, grosse Kautschukmembranen mit relativ weiter Stimmspalte. Bei all diesen Zungen ist — mit gewissen gleich zu erwähnenden Ausnahmen — auch die Bewegung der Luft eine mehr remittirende, während sie bei den vorher erwähnten eine ausgesprochen intermittirende war. Die mittlere Geschwindigkeit der Luft ist daher caeteris paribus im ersten Fall eine viel geringere, als im letzten. Man gebraucht um eine Clarinette anzublasen, sehr wenig Luft, diese aber von starkem Druck; um einen Kehlkopf, der passend hergerichtet ist, viel mehr, aber von viel geringerem Druck.

Will man daher grössere membranöse Zungen, wie etwa die menschlichen Lippen oder dicke Kautschukmembranen, in ihren Schwingungen beeinflussen, so muss man sie ausschlagend stellen und kräftig gegen einander pressen. Dann wirkt auf sie, damit sie überhaupt tönen, ein ungemein kräftiger Luftdruck. Die unter diesem Druck entströmende Luft wird dann durch die gegeneinander schlagenden Lippen ebenfalls vollständig unterbrochen und der Ton des Ansatzrohres gegenüber ihrem eigenen zur Geltung gebracht. Zudem schwingen sie in kleineren Amplituden und lassen die Luft nicht so leicht abströmen. Bei fast allen Blasinstrumenten von Blech, deren Zungen bekanntlich die Lippen des Bläsers sind, können daher nur diejenigen Töne verwendet werden, welche bei hohem Druck ansprechen; das sind aber nicht die Eigentöne des Ansatzrohres, sondern dessen Obertöne vom 2. oder 3. an. Die Eigentöne des Rohres sind vielmehr so unsicher, dass sie von den ältern Musikern den Namen „Flattertöne“ erhielten.

## ZWEITES CAPITEL.

# Die stimmbildenden Apparate.

Gleich wie bei den meisten Zungenpfeifen drei Stücke das Instrument zusammensetzen, nämlich 1. die Zunge, 2. ein Windrohr, in welchem die Luft mit mehr oder weniger Druck gegen die Zunge getrieben wird, 3. ein Ansatzrohr, das Tonhöhe und Farbe mannigfach verändert, so besteht auch der menschliche Stimmapparat aus jenen drei Theilen: 1. der Zunge, das ist den Stimmbändern des Kehlkopfs, 2. dem Windrohr, der Luftröhre mit ihren Bronchien, in der die Luft durch die Ausathmungsmuskeln unter höheren Druck gesetzt wird, 3. dem Ansatzrohr, das ist dem gesammten Hohlraum über dem Kehlkopf, also Mund-, Rachen- und Nasenraum mit den verschiedenen Nebenhöhlen.

Wir beginnen mit der Schilderung des Kehlkopfs.

### I. Der Kehlkopf.

(Anatomische Vorbemerkungen.)

Das Knorpelgerüst des Kehlkopfes bilden drei unpaarige und drei paarige Knorpel. Der erste der unpaaren, um den alle anderen sich gruppiren und der gewissermaassen die Grundlage des ganzen Baues darstellt, hat die Gestalt eines Siegelrings mit vorderer niederer und hinterer höherer Wand; Ludwig nennt ihn passend den Grundknorpel, in den anatomischen Lehrbüchern figurirt er als Ringknorpel, Cartilago cricoidea.

Aussen auf seinen seitlichen Flächen nahe dem hinteren Rande finden sich fast regelmässig zwei kleine concave Gelenkflächen, vermittelst deren der zweite unpaare, zugleich der grösste Knorpel des Kehlkopfes mit dem Ringknorpel articulirt. Dieser, die Cartilago thyreoidea, der Schild- oder Spannknorpel ist aus zwei etwa viereckigen Platten zusammengesetzt, welche sich vorn unter einem Winkel von etwa 90° vereinigen und dort den vorspringendsten Theil des Kehlkopfs, das Pomum Adami, bilden; er zeigt an seiner hinteren Seite ein kleines, nach abwärts und ein grosses, nach aufwärts gerichtetes Horn. An der inneren Seite des ersteren befindet sich die Articulation mit der Cartilago cricoidea, am oberen Ende des letzteren ein elastisches Band, vermittelst dessen der Schildknorpel jederseits und damit der ganze Kehlkopf an der Spitze des grossen Zungenbeinhorns befestigt ist.

Der dritte unpaare, für die akustischen Leistungen des Kehlkopfes weniger wichtige Knorpel ist der Kehldeckel, die Cartilago epiglottica, aus elastischem Knorpel bestehend und mit seiner unteren Spitze an die innere Fläche der Cartilago thyreoidea nahe an ihrem

oberen Ausschnitt befestigt. Ihre wechselnde Gestalt interessirt mehr den Laryngoskopiker als den Physiologen.

Von höchster psysiologischer Wichtigkeit für die Stimmbildung sind zwei paarige Knorpel, welche jederseits auf dem abhängigen Rande der Cartilago cricoidea ruhen und durch einen complicirten Muskelmechanismus mit den von ihnen ausgehenden Stimmbändern in verschiedenster Weise gestellt und gerichtet werden können. Es sind die Giessbeckenknorpel, Cartilagines arytaenoideae, von Ludwig Stellknorpel genannt.

Die andern paarigen Knorpel, die Cartilagines Santorinianae seu corniculatae (Henle), welche auf der obern Spitze der Giessbeckenknorpel aufsitzen und die Cartilagines Wrisbergianae seu cuneiformes (Henle), die in den Ligamentis ary-epiglotticis eingelagert sind, haben wegen ihrer Lage und Grösse keine physiologische Bedeutung.

Von den Gelenken und elastischen Bändern des Kehlkopfes sind folgende für uns von Interesse.

### 1) Die Articulatio crico-thyreoidea.

Die Gelenkoberfläche der Cartilago cricoidea ist auf- und seitwärts geneigt, sehr flach und hat auf sich ruhen die innere und untere Endfläche des kleinen Horns des Spannknorpels. Das Gelenk ist von einer Kapselmembran umgeben, die unten stark ist und in deren hinterer und vorderer Wand besondere Faserzüge (Bänder) eingelagert sind.

Die Bewegung, welche der Schildknorpel auf dem Ringknorpel nach Maassgabe der Bänder und der Gestalt der Gelenkflächen vornehmen kann, ist, abgesehen von kleinen gleitenden Bewegungen nach vor- und rückwärts, eine Rotation des Schildknorpels um eine horizontale, durch die beiden Cornua minora gelegte Axe.

### 2) Die Articulatio crico-arytaenoidea.

Eine ziemlich ausgedehnte Beweglichkeit ist den zwei Stellknorpeln verliehen. Das Gelenk zwischen jenen beiden Knorpeln und dem Ringknorpel wird von Henle als Sattelgelenk, von Anderen[1] jedoch als einfacher Ginglymus angesehen. Die Gelenkfläche des Ringknorpels, die von innen und hinten nach aussen und vorn steil abfällt, ist länglich elliptisch. Ihr längerer Durchmesser liegt in dem aufsteigenden Rande der Cartilago cricoidea. In dieser Richtung ist die Fläche leicht concav oder vollständig eben, convex dagegen in einer darauf senkrechten, also in einer mit der kleinen Axe der Ellipse zusammenfallenden Richtung. Auch die Gelenkfläche des Stellknorpels ist elliptisch, aber die beiden Gelenkflächen liegen gekreuzt über einander, so dass deren gleichnamige Axen beinahe einen rechten Winkel bilden und die Flächen selbst sich nie ganz decken können.

Zudem ist die Gelenkfläche des Giessbeckenknorpels nur in einer Richtung gekrümmt, beziehungsweise ausgehöhlt und stellt einen Theil der Mantelfläche eines Cylinders dar, dessen Axe ungefähr parallel dem abschüssigen Rande des Ringknorpels (also von vorn, aussen und unten nach hinten, innen und oben) verläuft.

---

1 Magendie, Grundriss der Physiologie, übers. von Heusinger. I. S. 198.

Die schlaffe Gelenkkapsel würde eine sehr ausgiebige Bewegung der Giessbeckenknorpel auf ihrer Unterlage gestatten, wenn nicht das kräftige, von innen und unten nach aussen und vorn ziehende Ligamentum cricoarytaenoideum seu triquetrum ein Gleiten der Knorpel einigermaassen beschränkte.

Die Bewegungen, welche der Aryknorpel auf dem Ringknorpel ausführen kann, sind, obwohl ziemlich mannigfaltig, doch unter folgende drei Gesichtspunkte zu bringen: Die Bewegung des Aryknorpels ist zunächst eine rotirende um jene oben beschriebene Axe des Cylinders, von dessen Mantel die Gelenkflächen herausgeschnitten sind. Dabei beschreibt sein Stimmfortsatz einen Kreisbogen nach oben und entfernt sich von dem gegenüberliegenden oder nach unten und nähert sich demselben. Die Bewegungen geschehen dabei natürlich in Ebenen, welche senkrecht stehen auf den Axen der betreffenden Cylinder und sich in einem stumpfen, nach oben und hinten offenen Flächenwinkel schneiden.

Hierdurch wird die Stimmspalte (Glottis vocalis) erweitert oder verengt (beziehungsweise geschlossen), ohne dass die Spannung der Stimmbänder sich irgendwie ändert; niemals aber wird hierbei die Glottis intercartilaginea vollständig geschlossen, sondern im günstigsten Fall berühren sich die Processus vocales, und zwischen den innern Flächen der Giessbeckenknorpel bleibt ein dreieckiger Raum.

Die zweite Bewegung ist eine gleitende, parallel der Axe des Cylinders, also von oben innen nach unten und aussen. Sie ist nie rein und ausgiebig, sondern wegen des Ligamentum triquetrum beschränkt und mit kleinen Aus- oder Einwärtsdrehungen verbunden. Dabei ändert sich aber zugleich die Spannung der Stimmbänder ein wenig, weil ihr hinterer Ansatzpunkt an den Giessbeckenknorpeln sich von vorn nach hinten, also in der Richtung der Stimmbänder verschiebt.

Die dritte Bewegung schliesslich, welche die Giessbeckenknorpel auf dem Ringknorpel ausführen, lässt sich weniger aus dem Präparat, als direct mit dem Kehlkopfspiegel am Lebenden beobachten. Es ist eine derartige Drehung der Aryknorpel, dass nicht bloss ihre Stimmfortsätze, sondern ihre gesammten innern Flächen in unmittelbare Berührung gerathen. Dieser Verschluss der Glottis intercartilaginea ist nur dann möglich, wenn die Giessbeckenknorpel mit ihren hintern innern Kanten sich möglichst genähert haben (durch Contraction des M. aryt. transv.) und auf der höchsten Stelle der Gelenkfläche des Ringknorpels stehen. Alsdann können sie um eine verticale, etwa durch den Ansatzpunkt des Lig. triquetrum gehende Axe rotiren.

Nebenbei sei bemerkt, dass gewöhnlich der Giessbeckenknorpel bei freier Respiration und mässig geöffneter Stimmritze auf dem untern lateralen Theil der Gelenkfläche des Ringknorpels sitzt und den obern medialen Theil frei lässt.

### *1. Die elastischen Bänder des Kehlkopfes und seine innere Auskleidung.*

Die gesammte Schleimhaut des Kehlkopfes ist dadurch charakterisirt, dass sie eine ungemein grosse Menge zarter elastischer Fasern in sich

birgt, die ein zierliches Geflecht bilden und bis dicht unter die Oberfläche ausstrahlen.

Beginnen wir von der dem Kehlkopf zugewendeten Seite der Epiglottis, so wird dieselbe bekanntlich von einer Schleimhaut überzogen, die, namentlich in ihren unteren Partien, reich an stecknadelkopfgrossen, acinösen Drüsen ist. Ein niedriges, einfaches Pflasterepithel überzieht sie, während die der Zunge zugewendete mit geschichtetem Pflasterepithel bedeckt ist.

Das Epithel der Kehlkopfschleimhaut, die ebenfalls viele kleine mohnkorn- bis stecknadelkopfgrosse Drüsen enthält, erweist sich durchweg mit Flimmerhärchen bekleidet, deren Schlag nach aussen, nach der Mündung des Respirationstractus, gerichtet ist. Nur der freie Rand der Stimmbänder ist hiervon ausgenommen. Er zeigt ein geschichtetes Pflasterepithel und ist auf der nach oben gewendeten Seite frei von jeglicher Drüse.

Von den Bändern des Kehlkopfes nehmen die sogenannten Stimmbänder, die wahren und die falschen, wesentlich unser Interesse in Anspruch.

1) Die oberen falschen, Ligamenta thyreo-arytaenoidea superiora, welche zwei dreikantige, von vorn nach hinten ziehende Vorsprünge bilden, führen die Namen der Bänder mit wenig Recht, da sie nur in ihren oberflächlichen Schichten elastisches Gewebe zeigen, ihre Substanz selbst aber ungemein reich von acinösen Drüsen durchsetzt ist, welche auf der Oberfläche der Bänder ausmünden. Sie beginnen an dem den Winkel der Cartilago thyreoidea ausfüllenden Bindegewebswulst, ziehen dann nach hinten und aussen und enden am vorderen Rand der Cartilago arytaenoidea zwischen der Spina superior und inferior dieses Knorpels (Henle). Unterhalb und seitlich von diesen Bändern liegt ein Hohlraum, der sich ziemlich weit nach oben erstreckt und unter dem Namen Ventriculus Morgagni bekannt ist.

2) Die eigentlichen, wahren Stimmbänder, Ligamenta thyreo-arytaenoidea inferiora entspringen unterhalb der falschen von einem Faserknorpelwulst, der den Winkel der beiden Schildknorpelplatten einnimmt und etwa in der Mitte der vorderen Kante gelegen ist. Gleich in ihrem vordersten Anfangstheil charakterisiren sie sich als festes, gelbliches, elastisches Gewebe, das sich an einer kleinen beschränkten Stelle knorpelhart anfühlt. Die Einen glaubten hier ein elastisches Knorpelstückchen vor sich zu haben (Luschka)[1], Andere (Verson[2], Krause[3]), deren Meinung ich beistimme, sahen nur einen dichten Filz elastischer und bindegebiger Fasern mit zahlreichen Kernen. Von hier ab ziehen die elastischen Bänder, indem sie den vorspringenden, leicht in eine Falte erhebbaren Saum des dreikantigen unteren Stimmbandes im weiteren Sinn des Wortes bilden, als sogenannte Chordae vocales an den Stimmfortsatz des Giessbeckenknorpels. Das Gewebe dieser Chordae selbst ist ein sehr inniges. Ungemein zarte elastische Fasern verflechten und verfilzen sich derart, dass man eine bestimmte regelmässige Anordnung in ihnen kaum herausfinden kann. Zwischen ihnen aber gewahrt man auch dickere

1 H. Luschka. Der Kehlkopf des Menschen S. 80. Tübingen 1871.
2 E. Verson, Wiener Sitzungsber. 1868.
3 W. Krause, Allg. u. mikroskop. Anatomie S. 197. Hannover 1876.

elastische Bündel, die bei ausreichender Vergrösserung in Querschnitten als glänzende Punkte, in Längsdurchschnitten als scharf contourirte Fasern von dem trüben feinen Fasergeflecht abstechen. Diese starken Fasern verlaufen in frontaler Ebene namentlich in den vorderen Partien des Bandes von der Kante der Stimmbänder nach oben und aussen parallel der obern Fläche *ab* (Fig. 36) und ein mächtiges Geflecht bildend, auch nach unten und seitwärts in der Richtung *bc*. Vornehmlich letztere Fasern werden von sagittalen durchsetzt, die sich bekanntlich an der freien vorspringenden Kante des Stimmbandes (*b*) in grösster Menge vorfinden und jenen Theil wesentlich zusammensetzen.

Dem Stimmbande im weiteren Sinne des Wortes ist ausser den von jenen elastischen Fasern eingeschlossenen Muskeln noch beizuzählen derjenige Theil der Kehlkopfschleimhaut, welcher unterhalb der Kante auf dem eben geschilderten elastischen Gewebe aufliegt. Er bildet selbst ein weites Maschennetz aus elastischen Fasern, in dessen Hohlräumen kleine acinöse Drüsen liegen, deren Ausführungsgänge alle schräg nach oben und innen verlaufen.

## 2. *Die Muskeln des Kehlkopfs.*

Der eine Theil derselben dient dazu, entweder den Kehlkopf als Ganzes zu bewegen, ihn ab- oder aufwärts zu ziehen, oder, was bei Hervorbringung jeglichen Tones unerlässlich ist, ihn zu fixiren; der andere Theil ändert die Stellung der eigentlichen Kehlkopfknorpel gegeneinander und somit die Gestalt dieses Gebildes und die Spannung der in ihm liegenden elastischen Theile, insonderheit der Stimmbänder.

Die Bedeutung dieser letzteren im Kehlkopf gelegenen Muskeln ist eine dreifache; einen Theil derselben können wir als respiratorische bezeichnen, sie dienen auf der einen Seite wesentlich dazu, den Weg zwischen äusserer Atmosphäre und dem Innern der Lunge offen zu erhalten und der Aus- und Einathmungsluft an der engsten und veränderlichsten Stelle des Weges, im Kehlkopf selbst, eine bequeme Durchgangspforte zu sichern. Ein anderer Theil der Kehlkopfmuskeln erfüllt die entgegengesetzte Aufgabe, er bildet einen absolut luftdichten Verschluss und ermöglicht uns, die in der Lunge enthaltene Luft unter ausserordentlich starken Druck zu setzen und unter diesem Druck zu erhalten. Sie kann selbst bei heftiger Anstrengung der Ausathmungsmuskeln jene Pforte nicht sprengen und übt als elastisches Polster einen starken Druck auf die gespannten Wände des Thorax, insonderheit das Zwerchfell aus, wenn, wie beim Drängen und Pressen die Bauchmuskeln sich contrahiren.

Die dritte physiologische Gruppe der Kehlkopfmuskeln ist die, welche mit der Erzeugung der Stimme in unmittelbarem Zusammenhang steht und für deren Bildung unerlässlich nothwendig ist. Anatomisch sind jene beiden Gruppen nicht durchaus getrennt und es wirken bekanntlich Fasern derjenigen Muskeln, welche den festen Verschluss oder eine mehr oder weniger erhebliche Erweiterung der Stimmritze bewirken, auch bei der Stimmbildung activ mit.

### A) Die äusseren Muskeln des Kehlkopfs.

1. Der M. sterno-thyreoideus, von der Innenfläche des Brustbeins entspringend, setzt sich an die Seitenplatte des Schildknorpels in der Richtung einer schräg von aussen nach innen absteigenden Linie an, zieht den Kehlkopf kraftvoll nach unten und vermag ausserdem, da eine Menge von seinen längeren Fasern sich an die hintersten Partieen des Schildknorpels hinter der Articulatio crico-thyreoidea ansetzen, diesen in seinen vorderen Partieen zu heben und die Stimmbänder zu erschlaffen (Merkel).

2. Sein Antagonist, der hyo-thyreoideus, hebt den Kehlkopf im Ganzen, vermag aber bei fixirtem Zungenbein mit seinen vor dem Drehpunkt des Schildknorpels gelegenen Fasern, welche an derselben schrägen Linie sich ansetzen, diesen nach hinten überzukippen und ebenfalls die Stimmbänder zu entspannen, eine Bewegung, welche man bei alleiniger elektrischer Reizung des Muskels mit Leichtigkeit beobachten kann.

Dies geschieht nun aber in Wirklichkeit, wie es scheint, durch die Thätigkeit dieses Muskels niemals, sondern da mit ihm sich stets gleichzeitig die Heber des Zungenbeins (genio-hyoideus etc.) contrahiren und dieses weit nach vorn drängen, so ändert sich die Zugrichtung der Muskelfasern; der Schildknorpel wird jetzt in seinen vorn übergegehoben und, Fixation des Ringknorpels vorausgesetzt, hintern Partieen kippt. Hierdurch spannen sich die Stimmbänder und der hyo-thyreoideus tritt somit als Spanner der Stimmbänder auf.

Hiermit steht in Uebereinstimmung die interessante Beobachtung von Vierordt [1], dass nach Durchschneidung dieses Muskels bei Katzen die Stimme um 3—4 Töne sinkt und die Stimmritze sich nicht mehr so eng zusammenschliesst, so wie die nicht minder interessante von Steiner [2], dass nach Lähmung aller inneren Kehlkopfmuskeln die Stimme bei Kaninchen noch möglich ist, wenn entweder der Hyo-thyreoideus oder die Constrictoren normal innervirt werden. Lähmt man auch einen von diesen beiden Muskeln, so ist keine Stimmbildung mehr möglich. [3]

3. Als äussere, nicht unwichtige Muskeln des Kehlkopfes haben wir daher auch noch die Constrictores und zwar den Laryngopharyngeus zu erwähnen. Seine Wichtigkeit bei der Stimmbildung geht aus dem soeben mitgetheilten Steiner'schen Versuche hervor. Sie besteht, wie ich glaube, in folgenden Actionen. Einmal vermag er

---

1 Vierordt, Grundriss der Physiologie S. 536. Tübingen 1877.

2 Mündliche Mittheilung.

3 Auch C. Mayer (Nova Acta Acad. Leopold. Carol. Vol. XX. p. 659) betrachtet den Hyo-thyreoideus als einen Muskel, der die Stimmbänder spannt und den Kehlkopf zusammendrückt.

den Kehlkopf entweder im Ganzen oder vorzugsweise einen der beiden grössern Knorpel (Cart. thyr. oder cric.) hinten, an der Wirbelsäule festzuhalten, andrerseits bei biegsamen Knorpeln (wie vielleicht bei den Kaninchen) den Schildknorpel im Ganzen zu verbiegen, die Platten desselben einander zu nähern und durch die hierbei stattfindende Annäherung und Spannung der Stimmbänder (denn ihr vorderer Ansatzpunkt wird hierdurch weiter nach vorn bewegt) die Stimmbildung zu erleichtern, wenn auch nicht allein möglich zu machen.

Wir sind hiernach berechtigt in jenen drei Muskeln (dem m. sternothyreoideus, hyo-thyreoideus, laryngo-pharyngeus) nicht bloss Apparate zur Fixation des Kehlkopfes und seiner einzelnen, grösseren Knorpel, sondern auch gröbere Einstellungsmechanismen zu sehen, welche allein für sich die Stimmbänder in die für die Erzeugung der Stimme nöthige Spannung und Annäherung versetzen können. Die feinere Abstufung und Graduirung dieser Thätigkeiten liegt natürlich den inneren, eigentlichen Kehlkopfmuskeln ob. Selbstverständlich haben auf die Bewegung des Kehlkopfes ausser den genannten Muskeln noch alle am Zungenbein befestigten Muskeln einen indirecten Einfluss.

### B) Die inneren Kehlkopfmuskeln.

#### 1) Die Muskeln zwischen Schild- und Ringknorpel.

##### *a. Musculus crico-thyreoideus anticus.*

Die Bewegungen zwischen dem Spann- und Grundknorpel, die sich in der articulatio crico-thyreoidea vollziehen, werden wesentlich durch den musc. crico-thyreoideus anticus bewirkt. Henle und Luschka theilen ihn in 2 Portionen, von denen die eine direct von oben nach unten, die andere zugleich von vorn nach hinten zieht.

Die erste kleinere Portion, der musc. cr.-thyr. rectus, entspringt an dem vorderen unteren Rande der cartilago cricoidea dicht neben der Mitte und zieht, mit dem der anderen Seite einen kleinen spitzen Winkel bildend, schräg nach aufwärts und seitlich, um an der Mitte des unteren Randes der cartilago thyreoidea zu enden.

Die 2. Portion, der musc. cr.-thyreoideus obliquus, ist ein fächerartig gestalteter Muskel, der mit seinen Fasern weiter seitwärts an der Aussenfläche der cart. cricoidea beginnt und schräg nach oben und hinten zieht. Er endet an dem unteren Rande der cart. thyreoidea hinter dessen Mitte bis an das kleine Horn hin.

Seine Wirkung ist leicht verständlich. Wenn wir den Ringknorpel als punctum fixum betrachten, so ist ersichtlich, dass namentlich die vorderen Fasern den Schildknorpel nach vorn abwärts bewegen und

dadurch die Stimmbänder spannen. Die hintere seitliche Partie des Muskels hat eine geringe drehende Kraft; sie sucht vielmehr den Spannknorpel nach vorn zu ziehen, presst ihn somit an den Ringknorpel an und trägt in jeder beliebigen Stellung der Knorpel zu ihrer Fixirung bei, was bei der Stimmbildung nicht ohne Wichtigkeit ist. Schliesslich liegt in diesen Fasern noch eine dritte Componente, welche in frontaler Richtung verläuft und die beiden Schildknorpelplatten von der Seite her an den Ringknorpel heranzuziehen sucht. Dadurch kann die Substanz des Schildknorpels verbogen werden. Der Winkel, unter welchem sich vorn seine Platten schneiden, wird spitzer, er tritt mehr hervor und die Stimmbänder werden stärker gespannt.

Diese Auffassung ist einer Arbeit Jelenffy's [1] entnommen, in welcher ausserdem die Ansicht vertreten ist, dass bei der Thätigkeit besagten Muskels der Schildknorpel in seinen vordern Theilen niemals an den Ringknorpel, sondern umgekehrt der Ringknorpel an den Schildknorpel herangehoben werde. Der Effect der Spannung bleibt sich natürlich gleich; im ersten Falle, der sonst als der gewöhnliche gilt, ist das hintere Ende der Stimmbänder fest und ihr vorderes bewegt sich, im zweiten ist es umgekehrt. Da ist ihr vorderer Ansatz das Puctum fixum, ihr hinterer wird noch weiter nach hinten gezogen.

Künstlich kann man immer eine der 3 Componenten des Muskels durch passenden Druck [2] entweder in ihren Wirkungen verstärken oder schwächen. Hebt man beispielsweise den Ringknorpel, während man einen Ton aushält, gegen den Schildknorpel in die Höhe und unterstützt somit die verticale Componente (M. cr. thyr. rectus), oder drückt man den Ringknorpel nach hinten (Verstärkung der sagittalen Componente), oder quetscht man schliesslich von beiden Seiten her die Platten des Schildknorpels zusammen (Verstärkung der 3. Componente), so erhöht man in allen 3 Fällen den Ton. Drückt man aber in entgegengesetzter Richtung, nähert man z. B., was am besten gelingt, das Pomum Adami der Wirbelsäule durch Druck von vorn nach hinten, so vertieft sich regelmässig der Ton.

Eine von allen Andern abweichende Auffassung über die Wirkung dieses Muskels finden wir bei Vierordt, welcher sich etwa folgendermaassen hierüber äussert: Zur Spannung der Bänder dient ein doppelter Mechanismus. Die beiden Endpunkte der Bänder werden in ihrer gegenseitigen Lage erstens fixirt, indem ihr vorderer Ansatzpunkt durch den genannten Muskel nach vorn, ihr hinterer (bei geschlossener Stimmritze) durch die M. crico-arytaenoidei postici nach hinten gezogen wird. Beide Muskeln halten sich im Gleichgewicht und der M. cricothyreoideus habe nicht sowohl Ring- und Schildknorpel einander zu nähern, als vielmehr ihre Entfernung zu fixiren, um zweitens an den gespannten und in ihrer Länge fixirten Bändern den M. thyreo-arytaenoideus in Wirksamkeit treten zu lassen, der seinerseits die Spannung noch vermehren soll.

---

1 Jelenffy, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 77.

2 Dasselbe Verfahren wendete kürzlich Michael an, um sich über die Leistungsfähigkeit (bez. Lähmung) gewisser Muskeln zu unterrichten. (S. Berliner klin. Wochenschr. 1876. S. 520.

Diese von Vierordt und Luschka vertretene Ansicht wird wohl von Rühlmann[1] am besten dadurch widerlegt, dass ein Muskel allein irgend ein Gelenk, wenn er nicht eine gegen ihn gerichtete Spannung zu überwinden hat, nicht fixiren kann, und dass in der That beim in die Höhe treiben der Stimme die Entfernung zwischen Ring- und Schildknorpel sich verkleinert.

Obwohl die physiologische Wirkung des M. crico-thyreoideus als Spanner der Stimmbänder schon aus der rein anatomischen Betrachtung unzweifelhaft hervorgehen dürfte, hat man doch auch noch durch das physiologische Experiment seine Thätigkeit direct zu erforschen gesucht. — Die ersten bekannten Versuche der Art rühren von Magendie und für den Musc. crico-thyreoideus von Longet[2] her. Dieser durchschnitt bei Hunden den äusseren Ast des Nervus laryngeus superior, welcher jenen Muskel versorgt: Die Stimme wurde eigenthümlich rauh, wie er richtig erklärt, in Folge der plötzlichen Abspannung der Stimmbänder. Spannt man daher die Stimmbänder wieder an, indem man vorn den Ringknorpel an den Schildknorpel mit einer Pincette in die Höhe hebt und durch diesen Zug die gelähmten Muskeln ersetzt, so schwindet augenblicklich jene Rauheit. Später haben Schmidt (im Laboratorium von Vierordt) an Katzen und Schech an Hunden die genannten Muskeln einseitig und doppelseitig gelähmt, indem sie theils ihre motorischen Nerven (Laryng. sup.), theils die Muskeln selbst durchschnitten. Schmidt[3] fand dabei das Stimmband der operirten Seite länger als das der anderen, leichter durch den Luftstrom beweglich, nicht so prompt in seinen Actionen beim Glottisschluss und die Stimme regelmässig tiefer, rauher, nicht selten heiser. Bei doppelseitiger Durchschneidung ist die Beweglichkeit der Stimmbänder schon beim gewöhnlichen Athmen auffallend, der Ton der Stimme noch tiefer und heiserer. — Electrische Reizung des Muskels hebt den vorderen Theil des Ringknorpels an den Schildknorpel, so wie es Jelenffy und Schech[4] auch für den Menschen behaupten und Longet[5] bei Reizung der motorischen Nerven dieses Muskels an Hunden gesehen hat. An denselben Thieren operirte auch Schech; seine Schlussresultate stimmen mit denen Schmidt's überein: Durchschneidung des Nervus laryngeus superior verhindert die Längsspannung der Stimmbänder,

1 Rühlmann, Sitzungsber. d. Wiener Acad. Mathem.-naturw. Classe LXIX. S. 257. Wien 1874.

2 Longet, Traité de physiologie. Tome II. 3. éd. p. 730. Paris 1869.

3 G. Schmidt, Die Laryngoskopie an Thieren, experimentelle Studien aus dem physiol. Institut in Tübingen. Tübingen 1873.

4 Schech, Ztschr. f. Biologie IX. S. 270. München 1873.

5 Longet, Traité de physiol. p. 729.

hat eine rauhe, tiefe Stimme zur Folge und macht die Produktion hoher Töne unmöglich. In manchen Fällen beobachtet man auch, dass das Stimmband der operirten Seite während der Phonation nicht das Niveau des gesunden erreicht, bei Reizung des durchschnittenen Nerven dagegen, wenn die Stimmritze nicht zum Tönen verengt ist, über das des gesunden sich erhebt.

Die Form der Stimmbänder wird allerdings von jenen beiden Experimentatoren als durchaus verschieden angegeben. Schech findet bei ruhiger Athmung gar keine Veränderung an den Stimmbändern weder in ihrer Form noch Beweglichkeit; bei der Stimmgebung dagegen war das Band der operirten Seite etwas kürzer und innen leicht concav; Schmidt fand es verlängert. — Dies hängt meiner Meinung nach wesentlich ab von der grösseren Nachgiebigkeit der Knorpel der Katze. Die Muskeln der nicht gelähmten Seite wirken auch auf das Stimmband der andern (gelähmten) Seite spannend ein, indem sie es zu gleicher Zeit vorn auf ihre Seite hinüberziehen und es dadurch mehr verlängern, als das nicht gelähmte. Die festeren Knorpel des Hundes gestatten ein derartiges Verziehen nicht; man bemerkt auch keine Asymmetrie. Uebrigens ergeben die neueren Versuche von Vierordt an Katzen ebenfalls geringere Veränderungen, als diejenigen waren, welche Schmidt beschrieb. — —

Schliesslich sei noch erwähnt, dass auch Lähmungen dieses Muskels an Menschen mit ziemlicher Sicherheit constatirt wurden. Einen interessanten Fall der Art beschreibt Riegel.[1] Eine Kranke zeigte normalen Befund ihrer Kehlkopfmuskeln bei gewöhnlicher Sprache und Bruststimme, schnappte aber über, sobald sie in hohen Tönen zu sprechen versuchte. Liess man sie ein hohes i sagen, so erhob sich das rechte Stimmband über das linke und erschien zugleich etwas länger. Riegel nahm auf Grund dieses Befundes eine Lähmung des linken M. crico-thyreoid. an, der nicht mehr im Stande sei, die linke vordere Partie des Ringknorpels in die Höhe zu heben.

#### b. *Musculus crico-thyreoideus posticus.*

Derselbe ist ein kleiner unbedeutender Muskel, welcher das untere Horn der Cartilago thyreoidea mit der Ringplatte der Cart. cricoidea in Verbindung setzt und zur Fixirung derselben vielleicht einiges beiträgt.

### 2) Muskeln zwischen Ring- und Giessbeckenknorpel.

#### a. *Musculus crico-arytaenoideus posticus.*

Ein ungemein wichtiger, bei der Respiration in höchstem Masse betheiligter Muskel ist der Crico-arytaenoideus posticus. Von der normalen Thätigkeit dieses kleinen Muskels ist nicht selten das Leben des Menschen abhängig; denn da er von der platten Hinterfläche des

---

1 Riegel, Lähmungen einzelner Kehlkopfmuskeln. Deutsch. Arch. f. klin. Med. VII. S. 204. Weiteres über diesen Gegenstand siehe im Handb. d. spec. Pathol. u. Therapie von H. v. Ziemssen IV. 1. 1. Aufl. S. 440. Leipzig 1876.

Ringknorpels nach aussen und oben zieht, um sich an den hinteren Rand des Proc. muscularis der Cart. arytaenoidea anzusetzen, ist er der hauptsächlichste Erweiterer der Stimmritze. Seine Lähmung oder Unthätigkeit hat namentlich bei dem Ueberwiegen seiner Antagonisten die hochgradigste Athemnoth zur Folge. Zudem trägt er, indem er die Giessbeckenknorpel nach hinten zieht, zur Spannung der Chordae vocales und, wenn der nöthige Gegenzug vorhanden, auch zur Fixirung der Giessbeckenknorpel bei.[1]

Die elektrische Reizung dieses Muskels, welche bereits Longet ausgeführt, sowie die Durchschneidungsversuche von Schmidt und Schech documentiren deutlich seine Wirkung. Schmidt beschreibt die Resultate dieser Operation folgendermassen: Das Stimmband der operirten Seite ist völlig unbeweglich und zieht grade von vorn nach hinten in unmittelbarer Nähe der Medianlinie; beim Athmen macht es schwache Bewegungen. Das gesunde steht natürlich mit seinem hinteren Theile nach aussen gerichtet. Bei der Stimmbildung nähern sich die Bänder in normaler Weise; das Band der operirten Seite zeigt eine unbedeutende Krümmung, deren Convexität nach der kranken Seite gerichtet ist. Die Stimme ist etwas unrein und tiefer als gewöhnlich, sonst aber stark und laut. (Siehe die nebenstehenden, der Physiologie von Vierordt entlehnten Abbildungen Fig. 23—26.) — Die beiderseitige Lähmung der Muskeln, am besten

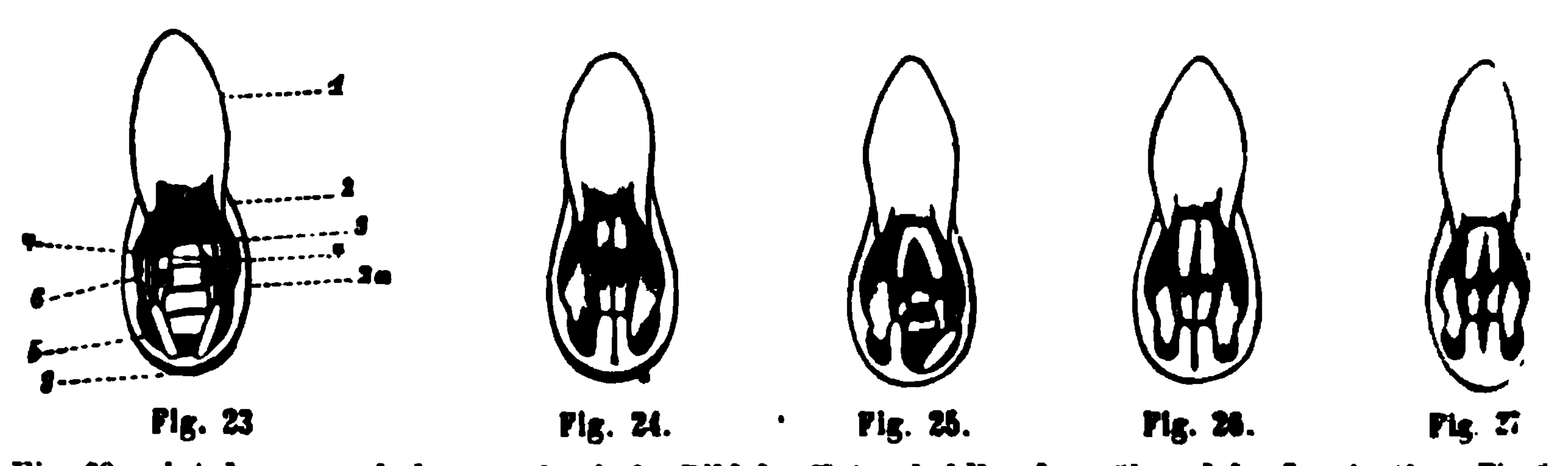


Fig. 23 Fig. 24. Fig. 25. Fig. 26. Fig. 27

Fig. 23 zeigt das normale laryngoskopische Bild des Katzenkehlkopfes während der Inspiration, Fig. 24 während der Stimmgebung, Fig. 25 und 26 rechtsseitige Lähmung des Crico-aryt. posticus, Fig. 25 Athmungsstellung, Fig. 26 Intonationsstellung, Fig. 27 doppelseitige Posticus-Lähmung (die [illegible] Seite der Bilder entspricht natürlich der rechten Seite des Thieres).

in der Weise ausgeführt, dass man sie in der Nähe ihrer Ansatzpunkte durchschneidet, hatte sofortige hochgradige Athemnoth zur Folge. Die Stimmbänder waren einander genähert und liessen zwischen sich eine verhältnissmässig grosse Spalte übrig, die aber bei der Inspiration verschwand, bei der Exspiration wieder auftrat. (S. Fig. 27.) Stimmbildung war überhaupt nicht möglich. — Bei Hunden ergiebt

1 S. Jelenffy, Wiener med. Wochenschr. 1872. S. 52.

beiderseitige Durchschneidung dieses Muskels nach SCHECH Folgendes: Die Stimmbänder nähern sich über die „Cadaverstellung“ hinaus gegen die Mittellinie zu, verlieren die Fähigkeit, sich inspiratorisch nach aussen zu bewegen. Complete Medianstellung und andauernde Dyspnoe treten nicht sofort auf. Die Verengerung der Glottis und die Schwingungen der Stimmbänder erfolgen normal, die Stimme bleibt vollständig unverändert.

Dass der Musc. crico-aryt. posticus auch am menschlichen Kehlkopfe durchaus die gleichen Funktionen zu erfüllen hat, geht, abgesehen von seiner anatomischen Beschaffenheit, der Anordnung seiner Fasern, auch aus einer Reihe von Lähmungen hervor, die GERHARDT, RIEGEL, v. ZIEMSSEN [1] und Andere beschrieben. Am überzeugendsten ist der Fall von RIEGEL [2]: Ein 6jähriger Knabe litt an hochgradiger Athemnoth, die nur durch den Luftröhrenschnitt beseitigt werden konnte; die Glottis war selbst bei ruhiger Respiration spaltförmig geschlossen und die Inspiration von einem laut hörbaren Pfeifen begleitet, die Stimme nicht alterirt. Die Sektion ergab hochgradige Atrophie der Musc. cricoarytaenoidei post., die sich durch auffallende Verschmächtigung und Verfärbung, sowie totalen Verlust der Querstreifung zu erkennen gab. Das laryngoscopische Bild des menschlichen Kehlkopfes bei beiderseitiger Lähmung dieser wichtigen Muskeln während der Einathmung zeigt Fig. 28.



Fig. 28. Crico-aryt. posticus-Lähmung beim Menschen. Einathmungsstellung.

*b. Der Musculus crico-arytaenoideus lateralis.*

Von der ganzen Breite des oberen schrägen Randes des Ringknorpels vor der Gelenkfläche entspringend, zieht er, nicht selten in eine obere und untere Portion gespalten, nach hinten und oben an den unteren und äusseren Theil des Processus muscularis vom Giessbeckenknorpel. Seine Wirkung ist, wenn er allein thätig, da seine Fasern wesentlich nach hinten verlaufen, eine Rotation der Giessbeckenknorpel um eine annähernd verticale Axe derart, dass ihre Stimmfortsätze genähert, die Stimmritze also (und zwar wesentlich die Glottis ligamentosa) geschlossen oder verengt wird. Ist die Wirkung dieser Fasern an und für sich geringfügig, oder werden sie durch entgegengesetzt wirkende des Crico-aryt. post. aufgehoben, so gerathen wesentlich die nahezu von unten nach oben verlaufenden Fasern des Muskels in wirksame Thätigkeit und ziehen den Giessbeckenknorpel auf der abschüssigen Gelenkfläche nach aussen und

1 S. hierüber v. ZIEMSSEN, Handb. d. spec. Pathol. u. Therapie (Krankheiten des Respirationsapparates) IV. 1. S. 171. Leipzig 1876, welchem Werke auch die folgenden Abbildungen der menschlichen Kehlköpfe entlehnt sind.

2 RIEGEL, Berliner klin. Wochenschr. 1872. Nr. 20 u. 21, 1873. Nr. 7.

abwärts. In diesem Sinne ist also der Muskel, gleichzeitig mit seinem Antagonisten wirkend, nicht ein Verengerer, sondern ein Erweiterer der Stimmritze, die durch diese gemeinschaftliche Action der beiden Muskeln vergrössert wird. (RÜHLMANN.)

Seine Durchschneidung bei der Katze (VIERORDT) lässt das Stimmband der operirten Seite sich nicht so bedeutend der Mittellinie nähern. Damit die Stimme zu Stande komme, bewegt sich das der anderen über die Mittellinie hinaus. (S. Fig. 31.) Nach beiderseitiger Durchschneidung zeigt sich die Stimmritze nach hinten klaffend und bei dem Intonationsversuch noch so weit geöffnet, dass keine Stimme zu Stande kommt. (S. die Figuren 29 und 30.)



Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 31.

Fig. 29 zeigt die doppelseitige Lähmung des M. crico-aryt. lat. bei der Athmung, Fig. 30 bei der Stimmgebung, Fig. 31 die rechtsseitige Lähmung desselben Muskels bei der Intonation.

3) Muskeln zwischen den Giessbeckenknorpeln.

Ihrer werden gewöhnlich zwei beschrieben, der Arytaenoideus transversus und obliquus.

*a. Musculus arytaenoideus transversus.*

Derselbe, ein kräftiger Muskel, unmittelbar auf den Knorpeln aufliegend, ist zwischen den beiden lateralen Kanten der Giessbeckenknorpel ausgespannt und nähert durch seine Contraction die beiden Knorpel so, dass sich ihre inneren Flächen und insbesondere die hinteren, unteren Theile derselben innig berühren. Seine Durchschneidung hebt (bei Katzen) die Stimmbildung auf; es bleibt eine zu grosse Oeffnung zwischen den Stellknorpeln. (S. Fig. 32 u. 33.) Durchaus dasselbe Bild beobachtete auch v. ZIEMSSEN bei einer Arytaenoideus-Lähmung des Menschen. Die Stimme war in dem vorliegenden Falle stark heiser. (S. Fig. 34.)



Fig. 32.



Fig. 33.



Fig. 34.

Lähmung des Aryt. transversus, Fig. 32 Athmungs-, Fig. 33 Intonationsstellung. Fig. 34 beim Menschen (Intonationsstellung).

*b. Der Musculus arytaenoideus obliquus,*

der auf dem vorigen mit seinen dünnen, sich kreuzenden Fasern aufliegt, wird von HENLE nicht als besonderer Muskel anerkannt, sondern als Theil eines von ihm benannten Musc. thyreo-ary-epiglotticus beschrieben, dessen Fasern vom Processus muscularis eines Giessbeckenknorpels nach der Spitze des anderen hinüberziehen, hier aber nicht enden, sondern an dem Winkel der Cart. thyreoidea nach vorn ziehen und ausserdem zarte Bündel nach dem Santorin'schen Knorpel, der Plica ary-epiglottica und der Epiglottis selbst aussenden. Die gesammte Wirkung dieses Muskels besteht in einem Zuschnüren des oberen Kehlkopfeinganges und einem Herabziehen des Kehldeckels.

Die alleinige Wirkung des Aryt. obliquus würde, wenn vorhanden, in der Annäherung der Stellknorpel bestehen und namentlich deren obere Partien gegen einander ziehen.

4) Muskeln zwischen den Schild- und Giessbeckenknorpeln.

Derjenige Muskel des Kehlkopfes, der das Interesse der Anatomen und Physiologen in gleich hohem Grade in Anspruch genommen hat, ist der Musc. thyreo-arytaenoideus. Er wird von den meisten Autoren, insbesondere auch von HENLE in zwei getrennt; man unterscheidet einen Thyreo-arytaenoideus externus und internus.

*a. Der Musculus thyreo-arytaenoideus externus*

ist ein platter Muskel, dessen Bündel der Mehrzahl nach von vorn und unten nach hinten und oben ansteigen und so über einander geordnet sind, dass sie einen membranösen, platten Muskel zusammensetzen, der hinten höher ist als vorn. Sie entspringen an dem unteren Theil des Winkels der Cart. thyreoidea, zum Theil auch an dem benachbarten Ligamentum conicum (Stratum ary-syndesm. MERKEL) und setzen sich an den seitlichen Rand der Giessbeckenknorpel und den vorderen, oberen Theil des Processus muscularis an. Sie stossen also aussen an die innere Fläche des Schildknorpels und berühren innen zum Theil die laterale Seite des Thyreo-arytaenoideus int.

Von der Mannigfaltigkeit der Fasern dieses Muskels bekommt man durch die gewöhnliche Präparation nur ein unvollkommenes Bild. Sein zusammengesetzter Bau ergiebt sich am besten aus Schnittreihen [1], die man in horizontaler und vertikaler (frontaler) Richtung durch den mensch-

[1] Für die Anfertigung der Schnittreihen bediente ich mich folgenden Verfahrens. Die (wenn nöthig entkalkten) Kehlköpfe werden in Alkohol erhärtet, im Ganzen in Carmin oder Pikrocarmin gefärbt, abgespült, mit absol. Alkohol entwässert, in Bergamotöl gelegt, in die KLEINENBERG'sche Masse (Wallrath 4 Theile und Ricinusöl 1 Theil) bei 40—50° C. (!) eingeschmolzen und dann mit dem LONG'schen Mikrotom in Schnitte von der gewünschten Stärke zerlegt. Das Fett wird durch eine Mischung von Creosot und Terpentinöl (1 : 4) aufgelöst, die Präparate in Canadabalsam aufbewahrt.

lichen Kehlkopf legt. Hierbei zeigt sich erstens, dass eine Reihe einzelner kleiner Muskelbündelchen, die isolirt gar nicht darzustellen sind, aus den wahren in die falschen Stimmbänder strahlen, dass zweitens die Hauptbündel des Muskels selbst durchaus nicht gleiche Richtung haben, sondern dass von den dicht nebeneinander liegenden Bündeln ein Theil mehr von oben nach unten, ein anderer mehr von vorn nach hinten zieht. Es stellt somit der Muskel ein Geflecht von Bündeln dar, die zwar vorwiegend in sagittaler Richtung von hinten nach vorn verlaufen, aber auch vielfach von mehr vertikal aufsteigenden Fasern durchsetzt sind.

Aus dieser Anordnung der Muskelbündel lässt sich auf die Thätigkeit des Muskels schliessen. Er entspannt erstens die Stimmbänder sensu strictiori, d. h. die elastischen Streifen, welche auf dem medialen Rande der musculösen Stimmbänder (Stimmlippen) aufsitzen, in ihrer Längsrichtung, indem er die Befestigungspunkte derselben zu nähern bestrebt ist. Ferner drehen seine Fasern, welche sich an dem Processus muscularis anheften, den Stimmfortsatz nach innen und schliessen, wenn beiderseits thätig, die Stimmritze. In dritter Linie aber hilft er wesentlich mit jene vorspringende Falte bilden, indem er die unteren Partien des Stimmbandes in die Höhe hebt, es dadurch verbreitert und der Medianlinie nähert, gerade so wie ein zwischen 2 biegsame Platten, *ab* und *cb* (s. Fig. 35), eingeschaltetes elastisches Band, *de*, bei seiner Contraction die Punkte *d* und *e* einander nähert und den Winkel der Platten spitzer macht und mehr hervortreibt. Dieses Heraus- und Heraufheben des Stimmbandes, vergleichbar dem Raffen eines Kleides, geschieht nun derart, dass der Musc. thyreo-arytaenoideus internus, sowie die in der unteren Seite des Stimmbandes lagernden, in elastisches Gewebe eingebetteten Drüsen hierbei mit nach oben und innen getrieben werden. — S. Fig. 36, woselbst die äussersten, schrägen Fasern der im Stimmband liegenden Muskelfasern (*Thae*) die eben beschriebene Wirkung auf die Masse des Stimmbandes haben.

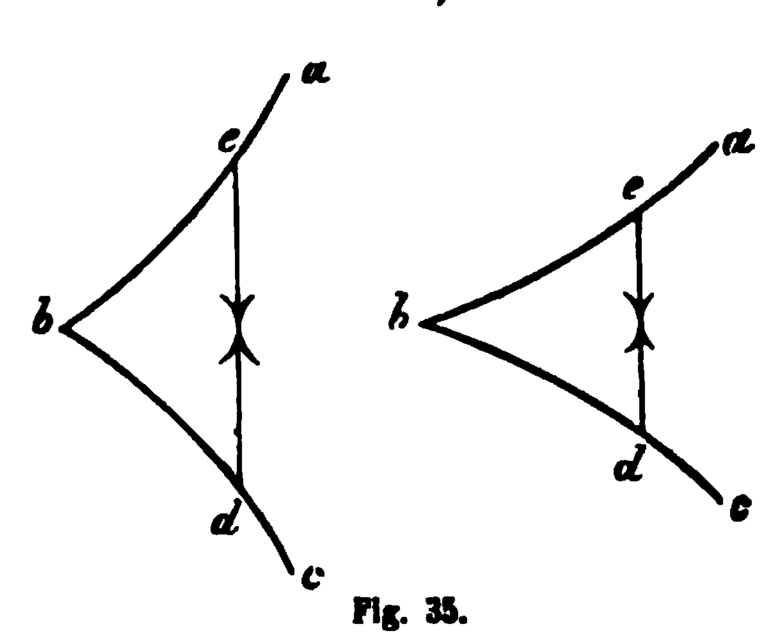


Fig. 35.

Die in das falsche Stimmband einstrahlenden Muskelbündel hat man als einen eigenen „Taschenbandmuskel“ beschrieben, der die falschen Stimmbänder nach aussen und unten ziehen soll (Rüdinger).

*b. Der Musculus thyreo-arytaenoideus internus seu vocalis.*

Ein Muskel von etwa dreiseitig prismatischer Gestalt, welcher das Stimmband fast vollkommen ausfüllt und mit seiner medialen scharfen Kante in das elastische Gewebe desselben (die Chorda vocalis) übergeht, während die gegenüberliegende laterale Fläche an den Thyreo-arytaenoideus externus anstösst und nicht selten mit ihm verschmilzt. Seine Fasern sind so über und neben einander geordnet, dass der Muskel einem um seine Längsaxe gedrehten Bande

vergleichbar ist, welches vorn von oben nach unten und hinten von rechts nach links gerichtet ist. Sie entspringen von einem sehnigen Streifen ausgehend, an dem Winkel des Schildknorpels und steigen der Hauptsache nach schräg rückwärts zum Processus vocalis und an die äussere Fläche der Cart. arytaenoidea hinauf.

Soviel lehrt die Präparation mit Messer und Pincette. Etwas mehr erfährt man durch dünne Schnitte, welche in der Ebene der Stimmbänder durch den Kehlkopf gelegt sind. Hierbei zeigt sich, dass die Muskelfasern nicht bloss vom Perichondrium entspringen, sondern auch von einem faserknorpeligen Wulst ausgehen, der in dem Winkel des Schildknorpels liegt und fest mit ihm verbunden ist, wie von einem kleinen Knötchen, das in dem vorderen Theil des Stimmbandes gelegen ist (LUSCHKA's vorderer Sesamknorpel). Die Fasern ziehen dann, nach hinten an Zahl zunehmend, in einem Bogen, dessen Concavität nach der Mitte zu gerichtet ist, an den Muskelfortsatz und die äussere Fläche des Giessbeckenknorpels. Je näher dem freien Rande des Stimmbandes, um so zarter und dünner werden sie, enden aber in seinem Gewebe nicht.[1] (S. Fig. 36, *Thai* 2.)

Neben diesen langen, im Wesentlichen sagittal verlaufenden Fasern treffen wir aber auch schräge, die auf Frontalschnitten mehr der Länge nach (siehe Fig. 36, *Thai* 1), auf Horizontalschnitten hingegen quer getroffen sind. Bei genauer Durchmusterung der Präparate überzeugt man sich, dass diese schrägen Fasern von unten, innen und vorn, nach hinten, aussen und oben ziemlich steil in die Höhe steigen und ohne irgend welche bestimmbare Gränze in die ebenso verlaufenden des Thyreo-arytaenoideus externus übergehen, zu dem sie auch, wenn man will, gerechnet werden können. Diese Fasern entspringen aber, wie Frontralschnitte lehren, von der medialen, schräg abfallenden Fläche des

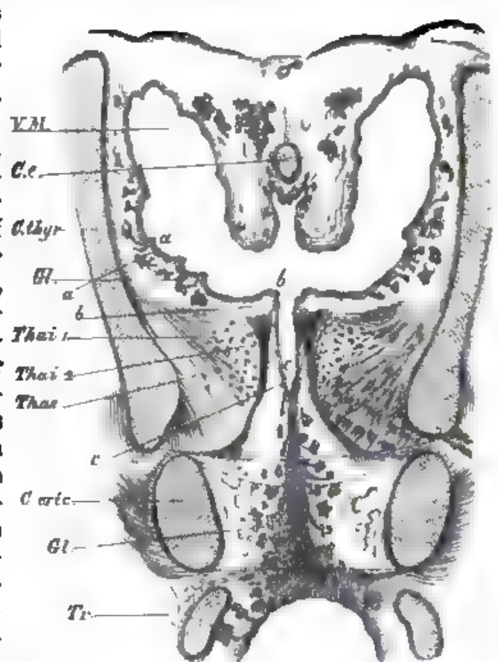



Fig. 36. Frontalschnitt eines menschlichen (kindlichen) Kehlkopfes durch das vordere Drittel der Stimmbänder. *V. M.* Ventriculus Morgagni; *C. e.* Cart. epiglottica, *C. thyr* Cart. thyreoidea, *Gl.* Drüsen; *Thai* 1 Musc. thyreo-aryt. int., schräg aufsteigende Fasern, deren Ursprung an der medialen Wand des Stimmbandes zum Theil getroffen ist; *Thai* 2 quer getroffene Längsfasern; *Thae* Fasern des M. thyreo-aryt. ext., ihr Ursprung liegt vor der Schnittfläche; nach aussen davon der Musc. crico-thyreoid. (links die Muskulatur halbschematisch), *C. cric.* Cart. cricoidea; *Tr.* Trachealknorpel.

1 Dasselbe behauptet auch LUSCHKA u. RÜHLMANN gegenüber anderen Autoren.

Stimmbandes[1] etwa aus dem Bereiche seines vorderen Drittels, gehören also bis dahin durchaus dem Stimmbandkörper an, treten aber dann aus dem Stimmband heraus und enden, indem sie zum Theil den Grund der Morgagni'schen Ventrikel bilden, in den falschen Stimmbändern, vielleicht auch noch höher.

Schliesslich giebt es noch ein zweites System schräger Fasern (Fig. 36, in *Thai* 2 enthalten), welches aber nicht aus dem Stimmbande heraustritt, und nicht so steil wie die eben geschilderten aufsteigt. Es sind Fasern, die man zu Gesicht bekommt, wenn man den Muskel von der medialen Schleimhautseite präparirt, und die von Ludwig als Portio ary-vocalis bezeichnet wurde. Sie steigen in umgekehrter Richtung, wie die vorigen, nämlich vom Processus vocalis von hinten, unten und aussen nach vorn, oben und innen aufwärts, die hintersten am steilsten, die vorderen weniger steil und enden sowohl in der freien Stimmbandkante (der elastischen Chorda vocalis), wie an der medialen Fläche des Stimmbandes, soweit sie nicht schon von den ersten in Beschlag genommen ist, und im Muskel selbst. Damit hängt es zusammen, dass, wenn man den Muskel von innen her zerfasert, indem man ein Paar oberflächliche Bündel erfasst, man nicht diese allein abzieht, sondern dass man, wie bei einem Neidnagel, immer tiefer ins Gewebe hineinreisst. Ueberhaupt ist mir kein ähnlicher Muskel des menschlichen Körpers bekannt, in dessen Innerem eine so grosse Zahl von Muskelfasern entspringt und auch wieder endet, wodurch er einerseits zu vielfachen Gestaltsveränderungen befähigt wird und andererseits, indem die Fasern in den verschiedensten Richtungen des Raumes orientirt sind, in die Länge, Quere und Dicke gespannt werden kann.

Die Wirkungsweise dieses Muskels, der sich von dem Thyreo-arytaenoideus externus anatomisch schwer trennen lässt, fällt in vielen Punkten mit derjenigen seines äusseren Nachbars zusammen. Es ist in erster Linie ein Erschlaffer des Stimmbandes sensu strictiori, indem die von vorn nach hinten ziehenden Fasern die Befestigungspunkte des Stimmbandes einander nähern, dieses also entspannen müssen.

Es ist selbstverständlich, dass diese Annäherung in der That ausgeführt werden muss, wenn der gewünschte Erfolg eintreten soll. Da aber die Entfernung der Ansatzpunkte der elastischen Stimmbänder andererseits auch durch die Spanner (insonderheit den Crico-thyreoideus) bestimmt wird, so ist es klar, dass, wenn beispielsweise diese stark contrahirt sind, eine geringfügige Zusammenziehung des Stimmmuskels dagegen nicht aufkommen und auch die Ansatzpunkte der Stimmbänder nicht nähern kann, gerade wie ein allzu schweres Gewicht von einem Muskel nicht gehoben wird. Die alleinige Spannung des M. vocalis entspannt also nicht immer mit Nothwendigkeit die Chorda vocalis, sondern der Effect seiner Action ist immer davon abhängig, welche Kräfte er erst zu überwinden hat, ehe er überhaupt sich wirklich verkürzen, die Chorda also erschlaffen kann. Sind diese gering, so ist seine Wirkung gross; sind sie gross, so ist seine Wirkung, anlangend die Entspannung, gering.

---

1 Das Mikroskop zeigt hier eine Menge von Muskelenden, lauter zierliche, in das elastische Gewebe hineinragende Spitzen.

Es darf aber nicht vergessen werden, dass hierbei das Stimmband als Ganzes in physikalischer Beziehung durch Aenderung seiner Consistenz und Elasticität hochgradig verändert und in seiner Schwingungsdauer modificirt wird. Und das ist denn in der That das Wichtigste; der Muskel **verleiht der ganzen Masse des Stimmbandes eine für die Ansprache günstige Stellung und Form, sowie die nöthige innere Spannung und Festigkeit.**

Auf die **Stellung** der Stimmbänder wirken wesentlich seine äusseren langen Fasern, welche die Stimmfortsätze einander zukehren und die Stimmritze schliessen, ähnlich wie der Crico-arytaenoideus lateralis und der Thyreo-arytaenoideus externus.

Die **Form** des Stimmbandes wird durch ihn in doppelter Weise beeinflusst. Da seine horizontalen, dicht neben der Chorda vocalis gelegenen Fasern nicht geradlinig, sondern gekrümmt (mit innerer Concavität) zum Giessbeckenknorpel sich begeben, so werden sie bei ihrer Geradstreckung zugleich die elastische Schleimhaut von aussen nach der Mitte zu hindrängen und gewissermassen eine dünne, leicht bewegliche Membran auf die Kante des dreieckigen Stimmbandes seiner Länge nach aufsetzen. Die interessanten VIERORDT'schen Versuche beweisen die Richtigkeit dieser Annahme. Denn lähmt man den Muskel, so zeigt das gelähmte Stimmband eine hochgradige Concavität nach der Mitte zu, die auch bei dem Versuche, die Stimme tönen zu lassen, nicht ganz schwindet. (Siehe Fig. 37 und 38.) Sind beide Muskeln gelähmt, so haben beide Stimmbänder den


Fig. 37.


Fig. 38.


Fig. 39.


Fig. 40.

Fig. 37 und 38 Lähmung des rechtsseitigen Thyreo-aryt. int., 37 Athmungs-, 38 Intonationsstellung. Fig. 39 und 40 doppelseitige Thyreo-aryt.-Lähmung (Intonationsstellung). Fig. 37, 38 und 39 von der Katze, Fig. 40 vom Menschen.

sichelförmigen Rand (siehe Fig. 39); eine Stimme ist nur bei sehr starkem Ausathmungsdruck möglich; dabei ist sie noch tiefer und rauher als bei blos einseitiger Lähmung. Ein vollkommen analoges Bild zeigt die beiderseitige „Internuslähmung" beim Menschen (siehe Fig. 40).

Auf die **Form und Consistenz** der Stimmbänder wirken nun aber wesentlich ein die schräg aufsteigenden kurzen und langen Muskelbündel, die, wie oben auseinandergesetzt, vorzugsweise an den vorderen und hinteren Partieen steil in die Höhe ziehen. Bei ihrer Contraction heben sie offenbar die unteren, mehr nach der Luftröhre zu gelegenen Partieen der Schleimhaut in die Höhe und der Mitte zu, vorausgesetzt, dass ihre oberen Enden puncta fixa seien. Das ist aber nicht zweifelhaft, wenn man sich daran erinnert, wie innig sie sich mit den (jetzt stark gespannten) sagittalen Fasern verweben. Sie verkleinern somit auch den Höhendurch-

messer des Stimmbandes, wie wir dies in ähnlicher Weise von dem Thyreoaryt. ext. (siehe Fig. 35) gesehen, und verschärfen seinen medialen Rand.

Diese soeben vorgetragene Auffassung widerspricht der von Ludwig herrührenden, welcher die Thätigkeit der Portio ary-vocalis in folgender Weise schildert.[1] „Diese Fasern ziehen insgesammt das Stimmband nach unten und aussen und insoweit sie sich gesondert zusammenziehen können, werden sie dem Stimmband nach seiner Länge ungleiche Spannungen ertheilen können, indem die zwischen dem Ursprung der zusammengezogenen Fasern am Aryknorpel und ihrem Ansatz am Stimmbande gelegene Abtheilung des letzteren abgespannt und der Rest desselben angespannt wird."

Wenn wirklich bei der Stimmgebung die inneren Partieen des Stimmbandes nach unten und aussen gezogen und auch dorthin bewegt würden, könnten die Stimmbänder bei der Stimmbildung nie so genau schliessen, wie sie es factisch thun, sondern würden einen mehr oder weniger breiten Spalt bilden müssen. Die Bewegung, d. h. der wirksame Zug erfolgt denn auch nicht nach unten und aussen, sondern nach innen und oben, wie der Kehlkopfspiegel lehrt. Ist daher der M. vocalis gelähmt, so vermisst man bei der Phonation die Erhebung des Stimmbandkörpers nach innen und oben und die Stimmritze klafft dann, wie kürzlich Juracz[2] vermittelst der seitlichen Beleuchtung beobachtet hat, weniger in einem horizontalen als schrägen Spalt. Das kranke Stimmband steht nämlich mit seinem medialen Rande verhältnissmässig tief unter dem gesunden, erreicht aber beinahe die sagittale Mittellinie des Kehlkopfes.

Dass endlich der Muskel, wenn er sich als Ganzes contrahirt, dem Stimmbande eine nicht unerhebliche Resistenz und Festigkeit verleiht, ist aus seinem Bau ohne Weiteres verständlich und geht ausserdem aus Beobachtungen von Gerhardt hervor, der bei Lähmung des Muskels das kranke Stimmband während der Stimmbildung schlottern sah.

#### 5) Muskeln zwischen dem Kehldeckel und anderen Knorpeln.

Alle die zarten Muskeln sind für die Stimmbildung insofern von Bedeutung, als eine Lage oder Gestaltsveränderung jener elastischen Platte, des Kehldeckels, die Stimme zwar weder erzeugen noch aufheben kann, wohl aber auf die Klangfarbe derselben einen nicht zu unterschätzenden Einfluss ausübt.

*a. Der M. ary-epiglotticus oder Constrictor vestibuli laryngis* (Luschka)

besteht aus dem Arytaenoideus obliquus der Autoren und Fasern, welche von dem Muskelfortsatz des Giessbeckenknorpels aus sich theils in die Plicae ary-epiglotticae begeben, theils auf der Epiglottis selbst strahlenförmig enden. Als Wirkung dieses „Muskelgürtels" bezeichnet Luschka mit Recht die Verkleinerung des Vestibulum laryngis derart, dass die obere Kehlkopfapertur in eine enge sagittale Spalte umgewandelt werden kann.

1 C. Ludwig, Lehrbuch der Physiologie I. S. 576. Leipzig u. Heidelberg 1858.
2 Juracz, Deutsche med. Wochenschr. 1878. Nr. 52.

*b. Der M. thyreo-epiglotticus oder Dilatator vestibuli laryngis* (Luschka)

ist derjenige Antheil des Henle'schen Thyreo-ary-epiglotticus, welcher von der innern vordern Fläche des Schildknorpels nach rückwärts auf die hintere Fläche der Epiglottis und in die Membrana quadrangularis[1] ausstrahlt. Nach Merkel dilatirt dieser Muskel die obere Kehlkopfsapertur, indem er die beiden Membranae quadrangulares spannt und seitwärts zieht. Luschka ist derselben Ansicht.

## C) Die combinirten Wirkungen der Kehlkopfmuskeln bei bestimmten Stellungen der Kehlkopfknorpel.

### 1) Die Erweiterung der Stimmritze.

Beim tiefen und energischen Athmen ist die Communication zwischen äusserer und Lungenluft, insoweit sie sich im Kehlkopf vollzieht, eine weite, etwa fünfeckige Pforte. Die beiden langen Seiten beginnen vorn an dem Schildkorpel, divergiren stark nach hinten, knicken dann im Stimmfortsatze im stumpfen Winkel nach innen um und gehen wiederum im abgerundeten stumpfen Winkel hinten in einander über (siehe Fig. 41).



Fig. 41. Der weit geöffnete Kehlkopf (nach Czermak).

Diese Stellung der Stimmbänder, beziehungsweise der Giessbeckenknorpel wird wesentlich bedingt durch energische Contraction der Crico-arytaenoidei postici; Rühlmann[2] aber macht mit Recht darauf aufmerksam, dass sie hierbei auch von ihren sonstigen Antagonisten, den M. crico-arytaenoid. lateral., und zwar von den vertical aufwärts ziehenden Fasern derselben unterstützt werden, indem sowohl die aufwärts strebenden Fasern des Crico-arytaenoideus posticus sowie lateralis mit gleichzeitigem Ueberwiegen der ersteren den Giessbeckenknorpel auch nach unten zu rutschen lassen und seinen Stimmfortsatz nach aussen rotiren.

Es versteht sich von selbst, dass bei dieser Stellung der Stimmbänder alle diejenigen Muskeln, beziehungsweise Muskeltheile erschlafft sein müssen, welche ein energisches Annähern oder einen Verschluss der Stimmritze bewirken (Thyreo-aryt. ext. und int., die arytaenoidei obliqui und transv.) und dass auch der Spanner der Stimmbänder der Crico-thyreoideus sich nicht in starker Action befinden darf.

### 2) Die Stimmritze beim gewöhnlichen ruhigen Athmen

ist bei weitem weniger geöffnet, sie stellt ein schmales, gleichschenkliges Dreieck dar, dessen Schenkel an ihren hinteren Partieen stumpfwinklig nach aussen geknickt sind (siehe Fig. 42).

1 Die Membrana quadrangularis, wie sie Tourtual genannt hat, spannt sich zwischen dem Seitenrande der Epiglottis und der vorderen Kante des Giessbeckenknorpels aus, geht nach unten in das falsche Stimmband über und wird oben von der Plica ary-epiglottica umsäumt. (Siehe Merkel, Anthropophonik S. 102, Fig. 36.)
2 Rühlmann, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXIX. 1873.

Schon a priori lässt sich erwarten, dass diese Stellung des Kehlkopfes, welche ja die bei weitem längste Dauer in Anspruch nimmt, mit möglichst geringer Muskelaction zu Stande kommen wird. Dies ist nun

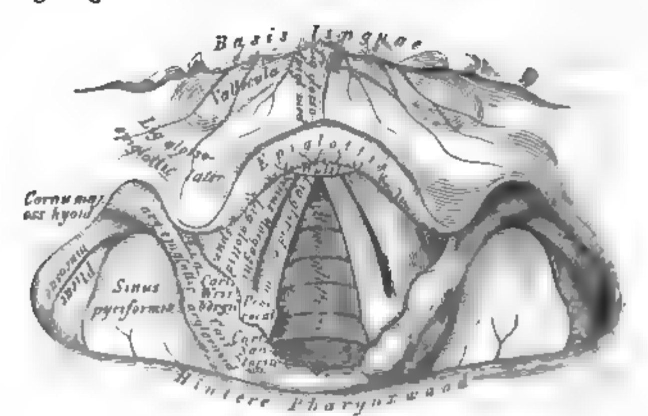



Fig. 42. Das laryngoskopische Bild des menschlichen Kehlkopfes beim ruhigen Einathmen (nach HEITZMANN) in doppelter Grösse.

in der That der Fall. Es lässt sich nicht angeben, welche Muskeln bei dieser Stellung der Stimmbänder in irgendwie nennenswerthe Action versetzt sein sollten.

Damit stimmt überein, dass auch die von ZIEMSSEN sogen. „Cadaverstellung" und die Stellung der Stimmbänder nach Lähmung sämmtlicher Muskeln in Folge von Recurrenslähmung nicht allzuweit von der eben angezeigten abweicht. (Siehe Fig. 43 und 44.)

Es ist selbstverständlich, dass, sobald die Stimmritze wirklich activ, wenn auch nur wenig über die eben bezeichneten Grenzen sich erweitert, die Muskelaction des Crico-aryt. post. hinzukommt.



Fig. 43. Cadaverstellung der Stimmbänder.



Fig. 44. Doppelseitige Recurrenslähmung

3) Die fest geschlossene Stimmritze.

Wie bekannt, sind wir im Stande, den Verschluss des Kehlkopfes ungemein schnell, fest und sicher auszuführen. Die hierbei betheiligten

Muskeln sind die Schliesser der Stimmritze, welche zunächst die Giessbeckenknorpel einander nähern und ihre medialen Flächen fest aneinander drücken. Der arytaenoideus transv. u. obl., welche die hinteren, ferner der Crico-arytaenoideus lateralis, sowie der Thyreo-aryt. extern. u. int., welcher durch die Rotation der Stimmfortsätze nach innen vorzugsweise die vorderen Partien der Giessbeckenknorpel gegen einander pressen. Der Thyreo-arytaenoid. int. besorgt dann auch noch den Verschluss der Stimmritze selbst, indem seine langen, von vorn nach hinten ziehenden, an der medialen Seite concaven Bündel bei ihrer Geradstreckung die elastischen Stimmbänder gegen einander drängen.

Von Rühlmann wird auch der Crico-aryt. posticus als hilfreich für den festen Verschluss der Stimmritze herbeigezogen, freilich nicht jene aufwärts verlaufenden Componenten, deren Action die Giessbeckenknorpel nach aussen und abwärts rutschen liesse, sondern wesentlich die oberen Fasern, welche fast horizontal verlaufend, eine die Giessbeckenknorpel nähernde Componente in sich enthalten. Dass diese Componente in der That vorhanden ist, beweisen die Experimente von Vierordt (s. Fig. 27) und das Verhalten des Kehlkopfes nach Lähmung dieser Muskeln beim Menschen.[1] Ausserdem ist noch zu bemerken, dass behufs festen Verschlusses auch die Taschenbänder häufig gegen einander genähert und der Epiglottiswulst auf sie niedergesenkt wird. Hierdurch wird natürlich ein ungemein fester Verschluss erzielt (Czermak). An seiner Herstellung sind

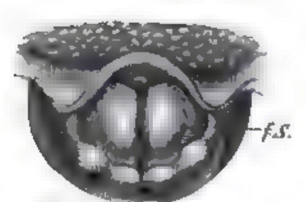



Fig. 45.



Fig. 46.

Kehlkopfverschluss bei gehobener (Fig. 45) und bei gesenkter (Fig. 46) Epiglottis. *f. S.*, falsche Stimmbänder.

betheiligt die in die falschen Stimmbänder einstrahlenden Bündel des Thyreo-aryt. externus, sowie die in die Epiglottis ziehenden des Ary-epiglotticus (s. Fig. 45 u. 46).

4) Die zum Tönen verengte Stimmritze.

Die erste Bedingung, die erfüllt sein muss, damit eine doppelzungige, membranöse Pfeife anspricht, ist die, dass die beiden Zungen ausreichend gespannt und einander entweder bis zur Berührung oder fast bis zur Berührung genähert sein müssen. Der Anspruch geschieht ausserdem um so leichter und bei um so geringerem Luftdruck, je beweglicher, also je dünner, die frei schwingenden Ränder der Zungen sind. Diese Bedingungen werden erfüllt, indem einmal die Spanner (Crico-thyreoideus an-

[1] In einem kürzlich hierselbst von Sommerbrodt beobachteten Falle von Lähmung dieser Muskeln schlossen die Stimmbänder beim Phoniren nicht, sondern liessen einen flachovalen Spalt zwischen sich. Eine Stimmbildung war nicht möglich. (S. G. Lazar, Ueber doppelseitige Lähmung der Glottis-Erweiter. Inaug.-Diss. Breslau 1879.)

ticus und Crico-aryt. posticus) und ausserdem alle diejenigen Muskeln in Thätigkeit gesetzt werden, welche die Stimmbänder einander nähern (Aryt. transvers. und obliq., Crico-aryt. lat., Thyreo-aryt. ext. und int.). Hierbei braucht es zu einem vollständigen Verschluss der Glottis intercartilag. nicht zu kommen (s. unten Brustregister S. 94). Zuschärfung der Ränder und innere Spannung der gesammten Stimmbänder ermöglichen schliesslich der Thyr. aryt. ext. und int. in oben geschilderter Weise mit ihren schrägen Fasern. Das Bild des tönenden Kehlkopfs bei Erzeugung eine tiefen Tones zeigt Fig. 47.



Fig. 47. Der tönende Kehlkopf nach MANDL.

5) Die theilweise geschlossene Stimmritze.

Man kann nun die Thätigkeit der Kehlkopfmuskeln auch in der Weise combiniren, dass man nur die Glottis vocalis, aber nicht die Glottis cartilaginea seu respiratoria zum Schlusse bringt. Die Stimmritze hat alsdann die Gestalt, wie sie Fig. 34 zeigt. Die Glottis respiratoria bildet ein Dreieck mit vorderer Spitze; die Stimmbänder berühren einander mehr oder weniger. Damit diese Gestalt der Stimmritze zu Stande komme, ist es nöthig, dass die Muskeln, welche die Processus vocales nach innen rotiren, wesentlich thätig sind, während die Aryt. transversi und obliqui erschlafft sein müssen.

Es ist mir ein Leichtes, meine Stimmbänder in der Weise einzustellen. Spreche ich bei dieser Stellung mit starkem Luftdruck, so klingt meine Stimme hohl, heiser, wenn man will geisterhaft, spreche ich mit geringem Luftdruck, so entsteht die bekannte Flüsterstimme. Auch das Hha der Araber soll nach RÜHLMANN in ähnlicher Weise gebildet werden.[1]

### *3. Die individuellen Verschiedenheiten des Kehlkopfes.*

A. Nach dem Alter. Dieselben sind von den Anatomen durch zahlreiche Untersuchungen und Messungen klar gelegt worden.

Was zunächst den Kehlkopf des neugeborenen Kindes anlangt, so bietet derselbe neben seiner Kleinheit auch eine etwas andere Gestalt, als der des Erwachsenen, dar. Die ungemein weichen Knorpel setzen ein mehr rundliches, „plumpes" (MERKEL) Hohlgebilde zusammen, welches auf der verhältnissmässig kleinen und engen Luftröhre aufsitzt. Die Glottis respir. ist fast ebenso lang wie die Glottis vocalis, was Horizontal-Schnitte leicht demonstriren. Eigenthümlich ist die mehrfach wiederkehrende Angabe, dass die Giessbeckenknorpel oder gewisse Theile derselben (die Stimmfortsätze) unvollkommen resp. gar nicht existiren. Sie finden sich aber regelmässig, wenn man sie ihrer Weichheit wegen auch nicht so leicht und deutlich von dem umgebenden Gewebe isoliren kann. Bis zum Alter von 2—3 Jahren ändert sich der Kehlkopf sehr wenig. Ein langsames Wachsthum, aber eine bedeutende Erweiterung der physiologischen Thätigkeit, ein bei weitem grösserer Stimmumfang, bedingt

1 Eine vorzügliche schematische Darstellung aller dieser einfachen und combinirten Muskelwirkungen an einem Phantom gab kürzlich OERTEL (Deutsch. Arch. f. klin. Med. XXI. S. 520. Leipzig 1878).

durch die Ausbildung und Uebung der Kehlkopf-Muskulatur, wird dann vom 6. bis 12. oder 13. Jahre beobachtet, und eine ungemein rasche Entwicklung macht sich zur Zeit der Pubertät[1] bemerkbar. Namentlich nimmt der männliche Kehlkopf rasch an Grösse zu und erreicht binnen Kurzem seine definitive Gestalt, wenn auch ein geringes Wachsthum bis in die zwanziger Jahre fortdauert und stellenweise Verknöcherungen und Verkalkungen des Schildknorpels noch späterhin die Festigkeit des Gehäuses bedeutend erhöhen. Im Greisenalter nehmen diese Verkalkungen zu, die Muskeln zugleich ab und die Stimme selbst wird schwächer, klang- und kraftloser.

B. Nach dem Geschlecht. Von der Pubertät an markirt sich auch deutlich die Verschiedenheit der Kehlköpfe nach dem Geschlecht.

Der männliche Kehlkopf ist in allen Dimensionen grösser als der weibliche; namentlich hat er sich in dem sagittalen Durchmesser vergrössert, so dass der Winkel des Schildknorpels ein spitzerer geworden ist und das Pomum Adami deutlich hervorspringt. Mit dem sagittalen Durchmesser nimmt natürlich gleichzeitig auch die Länge der Stimmbänder zu. Im übrigen schwankt gerade dieser Durchmesser in nicht unbedeutenden Grenzen, sodass kleine Kehlköpfe erwachsener männlicher Individuen nach den ausführlichen Messungen von Fournié[2] und Anderen zwischen dem Ringknorpel und dem vorderen Ansatz der Stimmbänder ein Ausmaass von 2,6—2,7 Ctm., grössere dagegen ein solches von 3,2—3,7 Ctm. aufweisen. Dementsprechend sind auch die Stimmbänder, gemessen von den Stimmfortsätzen der Giessbeckenknorpel bis zu ihrem vorderen Ansatzpunkt an den Schildknorpel 1,9—2,2 Ctm., resp. 2,6—2,9 Ctm. lang. Ihre mittlere Länge beträgt nach Müller 1,82, nach Harless 1,75 Ctm.

Der weibliche Kehlkopf wächst in jener Zeit vorzugsweise im vertikalen Durchmesser und zeigt in seiner endgültigen Gestalt Knorpel, die mehr abgerundet, weniger hart und weniger eckig sind, als beim Manne. Die Stimmbänder sind demzufolge kürzer, nebenbei auch dünner. Ihre mittlere Länge beträgt nach Joh. Müller[3] 1,26, nach Har-

1 Eine der eigenthümlichsten Erscheinungen, welche auf den innigen Zusammenhang der verschiedenen Organe hinweist, ist die Thatsache, dass, wenn längere Zeit vor der Pubertätsperiode die Hoden exstirpirt werden, auch der Kehlkopf nicht wie gewöhnlich wächst, sondern auf einer niederen Stufe der Entwicklung stehen bleibt; Castraten haben daher regelmässig sehr hohe Stimmen, über deren ästhetischen Werth die Urtheile der Kenner sehr getheilt sind. Liskovius findet sie widerlich, von jedem anderen Discant verschieden; nach ihm können sie nie einen schönen weiblichen Gesang oder die liebliche Stimme eines Knaben vollkommen erreichen und ersetzen. Heinse dagegen meint in seinem musikalischen Romane „Hildegard v. Hohenthal" I. S. 22. „dass eine schöne, jugendliche, völlig ausgebildete Castratenstimme über Alles in der Musik geht. Kein Frauenzimmer hat die Festigkeit, Stärke und Süssigkeit des Tones und so aushaltende Lungen". Gruber (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847. S. 463) beschreibt den Kehlkopf eines 65-jährigen Castraten, der in früher Jugend entmannt war, folgendermassen: „Der Winkel und die Eminentia thyreoidea sind sehr flach, wesswegen letztere wenig oder nicht durch die Haut hindurch bemerkbar war. Alle denselben constituirenden Knorpel sind noch durchaus knorplig, zeigen nirgends eine Spur von Knochen oder Kalkablagerung. Er ist in allen Dimensionen kleiner. (Die genaueren Maasse siehe in der Arbeit Gruber's.)

2 Fournié, Physiologie de la voix et de la parole. Paris 1866; siehe auch Merkel, Anthropophonik S. 173. Leipzig 1857.

3 Joh. Müller, Handbuch der Physiologie des Menschen S. 200. Coblenz 1840.

less[1] 1,35 Centimeter, und verhält sich also zu derjenigen der männlichen Stimmbänder annähernd wie 2 : 3.

C. Nach der Individualität machen sich noch weiterhin folgende Schwankungen in der Grösse bemerklich. Die Grösse des Kehlkopfes steht zunächst nicht in direktem Verhältniss zur Körpergrösse, sondern es ist bekannt, dass sehr oft riesige Gestalten die höchsten Stimmlagen aufweisen in Folge ihres kleinen Kehlkopfes, während mittelgrosse und selbst kleine Leute sich eines kräftigen Basses erfreuen. Muskulöse oder magere Individuen, bei denen meistens auch das Knochenskelet mit seinen charakteristischen Vorsprüngen scharf markirt ist, haben gewöhnlich tiefere, wohlbeleibte dagegen mit weicheren Formen höhere Stimmlagen.

Aehnliches kann man übrigens auch an andern Geschöpfen beobachten. Wer viel Vivisectionen an Hunden gemacht und bei Einleitung der künstlichen Respiration auf die ungemeinen Verschiedenheiten der Luftröhre und des Kehlkopfes geachtet hat, dem wird es sehr häufig begegnet sein, dass kleine, aber muskulöse Hunde (Dachse, Doggen) viel grössere Luftröhren und Kehlköpfe haben, als grosse, aber zartere (Jagdhunde, Pudel). — —

## II. Die windgebenden Apparate und das Windrohr.

Damit die Stimmbänder zum Tönen gebracht werden, ist es, abgesehen von ihrer Spannung und gegenseitigen Annäherung, nöthig, dass ein Theil der in den Lungen und Bronchien enthaltenen Luft mit einem gewissen Druck gegen den Kehlkopf getrieben wird.

Das die comprimirte Luft zuführende Windrohr, die Luftröhre, ist ein Schlauch, dessen Wandungen sich bekanntlich aus knorpeligen und membranösen Theilen zusammensetzen und der gewisser Gestaltsveränderungen fähig ist. Sowohl in Folge des elastischen Gewebes, welches in der hinteren Wand der Luftröhre und vorn zwischen den Knorpelringen in grosser Menge auftritt, als auch in Folge der glatten Muskeln, welche quer verlaufend, die hintere Wand der Luftröhre bilden helfen, besitzt die Luftröhre die Fähigkeit, ihr Lumen innerhalb mässiger Grenzen, die Spannung ihrer Wandungen dagegen in allerhöchstem Maasse zu verändern, sobald sie in Folge Hebung des Kehlkopfes gestreckt oder im entgegengesetzten Fall erschlafft wird.

A. Horvath[2] hat in einer eingehenden Untersuchung die Wirkungsweise jener Muskeln an ausgeschnittenen, mit erwärmtem, defibrinirtem Blut gefüllten Luftröhren studirt und dabei gefunden, dass derartige Tracheen selbständige, rhythmische Contractionen und Erweiterungen zeigen, die sich an dem Steigen oder Sinken der Blutsäule bemerklich machten. Die Verengerung des Lumens vollzieht sich durch Contraction der quer

---

1 Harless, Wagner's Handwörterb. IV. 1. S. 503.
2 Horvath, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 508.

verlaufenden Muskelbänder, welche die hinten offenen, sogenannten Knorpelringe zusammenziehen, während beim Nachlassen der Contraction oder überhaupt bei Erschlaffung der betreffenden Muskeln die Knorpelringe, ihrem elastischen Zuge folgend, auseinandergehen und die Luftröhre erweitern.

Dass diese unbedeutenden Gestaltsveränderungen des Luftröhrenvolumens einen nennenswerthen Einfluss auf die Stimmgebung haben, lässt sich kaum annehmen, wohl aber ist die Wirkung der glatten Muskeln nicht zu unterschätzen, wenn, wie nicht unwahrscheinlich, auch die in der Lunge selbst vorhandenen, um die kleinen und kleinsten Bronchien gelagerten Muskeln eine ähnliche rhythmische Thätigkeit aufweisen. Diese könnten dann als Regulatoren der Windgebung sehr wohl in Anspruch genommen werden.

Wenn daher manche Autoren in dem Verhalten der Luftröhre ihrer Erweiterung, Verengerung, Durchfeuchtung u. s. f. Factoren sahen, welche wesentlich die Höhe der Stimme beeinflussen sollten, so haben alle diese Behauptungen höchstens insofern eine Berechtigung, als im Grossen und Ganzen die Spannung der Luftröhre sich in der That nach der Höhe und Art des Tones richtet, indem sie bei hohen und scharfen Tönen durch Hebung des Kehlkopfes gespannt, im entgegengesetzten Falle aber erschlafft ist.[1]

Die Luft, welche den Kehlkopf zum Tönen bringt, ist bekanntlich die annähernd auf die Körpertemperatur erwärmte, mit Wasserdampf gesättigte Exspirationsluft, welche je nach der Thätigkeit der Ausathmungsmuskeln mit mehr oder weniger Druck oder Geschwindigkeit nach aussen durch den Kehlkopf getrieben wird.

Ueber die absolute Grösse des Luftdruckes, welcher zur Stimmgebung nöthig ist, lassen sich zunächst Schlüsse ziehen aus den Versuchen von Joh. Müller und Anderen (s. S. 79), die für den ausgeschnittenen Kehlkopf zur Erzeugung tiefer Töne (piano) 13—26, zu derjenigen hoher Töne (fortissimo) 80—135 mm. Wasserdruck gebrauchten.

Cagniard-Latour[2] beobachtete aber an einem lebenden Individuum, welches eine Luftröhrenfistel hatte, dass zur Erzeugung von Tönen ein bei weitem höherer Druck nothwendig war. Wenn der Kranke laut seinen Namen rief, so stieg die Wassersäule auf 945 mm., sang er einen mittleren Ton, so zeigte das Manometer eine Wasserhöhe von 160 mm., trieb er den Ton, ohne ihn zu verstärken, in die Höhe, so stieg auch der Luftdruck auf 200 mm. Wasser und sprach er flüsternd, so betrug er nur 30 mm.

---

1 Siehe Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 1. Rinne, Ueber das Stimmorgan etc.
2 Cagniard-Latour, L'institut 1837. V. p. 394 und Ann. d. sc. nat. 1837. II. sér. VII. p. 180, VIII. p. 319.

Ich selbst habe über diesen Punkt eigene Erfahrungen gesammelt, die mit den Cagniard-Latour'schen Angaben im Wesentlichen übereinstimmen.

Ich hatte Gelegenheit lange Zeit einen kräftigen, jungen Mann von 20 Jahren zu beobachten, dem in Folge von Erstickungsgefahr während eines Typhus die Tracheotomie gemacht wurde. Der Kranke trug dauernd seine Cantüle und alle Versuche, die abnorme Oeffnung zeitweise oder gar dauernd zu schliessen, scheiterten an der Unmöglichkeit des freien Athmens. Schloss oder verengerte man die Wundöffnung nur kurze Zeit und zwang so den Kranken durch den Kehlkopf zu athmen, der sich übrigens, mit dem Kehlkopfspiegel untersucht, durchaus normal erwies, so trat bald hochgradige Athemnoth auf, die das sofortige Einlegen der Cantüle dringend erheischte. — Die Stimme des Patienten war bei verschlossener Cantüle von mittlerer Lage, ziemlich klangvoll und nur ein wenig rauh.

Von den mit ihm angestellten Versuchen seien folgende hier erwähnt.

An die gut schliessende und fest in der Wunde sitzende Cantüle wird ein kurzer Gummischlauch mit einem T-Rohr angesetzt. Der abwärts reichende Theil des T-Rohres wird ebenfalls mit einem kurzen Gummischlauch versehen, der durch eine Klemme beliebig geöffnet und geschlossen werden kann; der wagrechte Theil desselben führt zu einem Manometer, welches mit gefärbtem Wasser oder Quecksilber gefüllt war.

Der Kranke athmet 24 mal in der Minute ohne Beschwerden durch das T-Rohr, dabei schwankt die Wassersäule um 30 mm. auf und ab.

Sobald ich ihn auffordere, zu sprechen oder zu singen, schliesse ich den Quetschhahn und beobachte den Stand des Manometers, welches immer erst nach erheblichen Schwankungen eine mittlere Stellung einnimmt.

Sang der Kranke mit mittlerer, gleich bleibender Stärke den Ton c', so erhielt ich zu verschiedenen Zeiten folgende mittlere Manometerwerthe

| c' | bei f' (eine Quart höher) |
|---|---|
| 140 mm. Wasser, | 180 mm. Wasser, |
| 160 „ „ | 200 „ „ |
| 160 „ „ | 190 „ „ |
| 150 „ „ | 170 „ „ |
| 160 „ „ | 200 „ „ |
| | 204 „ „ |

| bei a (eine Terz tiefer) | bei c' crescendo, also lauter als im Fall 1. |
|---|---|
| 140 mm. Wasser, | 220 mm. Wasser, |
| 130 „ „ | 240 „ „ |
| 140 „ „ | 200 „ „ |
| 160 „ „ | 180 „ „ |
| 140 „ „ | |

Weitere Verstärkung des Tones hob die Säule noch höher. Der Druck stieg auf 20 bis 30 mm. Quecksilber.

Das waren leider die äussersten Grenzen der Tonhöhe, in denen ich den Kranken untersuchen konnte. Denn forderte ich ihn auf, tiefer zu singen, so begann er zu grunzen und bat ich ihn, mit seiner Stimme in die Höhe zu steigen, so traten sehr bald Hustenstösse ein, welche das Experiment unterbrachen.

Als ich den Kranken nach ungefähr 6 Monaten wieder zu Gesicht bekam, hatte sich seine Stimme bedeutend verschlechtert; er war dauernd heiser und die laryngoskopische Untersuchung ergab bedeutende rothe Schleimhautwucherungen, die von unten her über das rechte Stimmband gewachsen waren.

Der Luftdruck, unter welchem er jetzt sprach oder sang, war dauernd viel niedriger, als vor einem halben Jahre; offenbar hatte der gegenseitige Verschluss der Stimmbänder bedeutend gelitten und es entwich nebenher immer noch Luft, welche der Stimme den heiseren Beiklang gab.

Erwähnenswerth ist schliesslich noch der verschiedene Luftdruck, unter dem bei gleicher Tonhöhe (c') und Stärke die verschiedenen Vocale ausgesprochen wurden. Es zeigte sich, dass das a einen mittleren Luftdruck von 125 mm., das e einen von 212, das i einen von 220, das o einen von 198 und das u einen von 200 mm. Wasser gebrauchten, eine Thatsache, die wohl mit der Grösse der Mundöffnung in Zusammenhang steht. Alle diese Versuche stellte ich mit dem Kranken in der ersten Versuchsreihe, einige Wochen nach der Operation an, als seine Stimme noch nicht heiser und sein Kehlkopf noch relativ gesund war.

Die Kräfte, welche der Ausathmungsluft die nöthige Spannung und Geschwindigkeit ertheilen, sind theils elastische, dem Willen nicht unterworfene, theils willkürliche, auf der Thätigkeit der Exspirationsmuskeln beruhende. Die Breite, innerhalb der die Grösse jener Kräfte sich bewegt, sowie die Schnelligkeit, mit welcher sie, dem Willen gehorchend, von dem Maximum ihrer Thätigkeit bis zum Minimum überspringen, jenachdem unsere Stimme weithin schallen oder nur in nächster Nähe verstanden werden soll, ist eine ungemein grosse und giebt uns einen deutlichen Beweis, welch' unendlich vieler Abstufungen irgend ein complicirter Bewegungsmechanismus unseres Körpers fähig ist.

Hierfür werden im vorliegenden Falle wie überhaupt in der Natur verschiedene Mittel angewendet. Zunächst ist die Schnelligkeit, mit welcher die Exspirationsmuskeln zum Höhepunkt ihrer Kraftentwickelung gelangen und die Kraft selbst, mit welcher sie sich zusammenziehen, an und für sich innerhalb weiter Grenzen schwankend, zweitens arbeiten sie aber im Verein mit elastischen Kräften, die ihre Thätigkeit unterstützen, und wie fast sämmtliche Muskeln des Körpers gegen Antagonisten, die ihre Thätigkeit hemmen.

Zu den Muskeln, welche den Luftdruck in der Trachea erhöhen und die Stimmbildung veranlassen, sind alle diejenigen zu zählen, welche auf irgend eine Weise den Brustraum verkleinern, also insonderheit alle Bauchmuskeln. Denn einmal ziehen sie die Rippen herab und andererseits comprimiren sie den Bauchraum und treiben das Zwerchfell in die Höhe. Natürlich sind hier eine Menge von

Combinationen möglich, je nachdem die Rippen oder das Zwerchfell fixirt, beziehungsweise gespannt sind oder dem Zug oder Druck nachgeben.

Weiter kommen für die Verkleinerung des Brustraumes noch in Betracht der Quadratus lumborum, die äusseren Fasern des Longissimus dorsi und der Ilio-costalis.

Von welcher Bedeutung dieses gegenseitige Abwägen der Muskelthätigkeiten ist, damit es dem anhaltenden Exspirationsstrom nie an dem nöthigen Drucke fehle, geht am besten daraus hervor, wenn wir mit unseren Stimm- und Athemwerkzeugen in Collision kommen und dadurch oder aus irgend welchen Ursachen gezwungen sind, häufiger zu athmen. Sind wir beispielsweise rasch und anhaltend gelaufen, so werden wir immer nur einen Theil der Exspirationsluft zur Sprache verwenden. Schon nach kurzer Zeit macht sich das Athmungsbedürfniss geltend; wir können deshalb nur wenig Worte in einem Athemzuge sprechen, d. h. ohne uns durch eine neue Inspiration zu unterbrechen, während wir bekanntlich bei gewöhnlicher, ruhiger Sprache mehrere Worte und ganze Sätze mit der nöthigen Hebung und Senkung der Stimme produciren. Auch krankhafter Weise kann eine solche „coupirte Sprache“ entstehen, wenn in Folge centraler Erkrankungen (der Medulla oblongata) die Thätigkeit der oben geschilderten Muskeln nicht harmonisch ineinandergreift[1] oder wenn beim Stottern, welches als eine „spastische Coordinationsneurose“ zu bezeichnen ist, die centralen coordinirenden Kräfte schon bei geringen z. B. gemüthlichen Störungen aus ihrem labilen Gleichgewicht[2] gerathen und den gleichmässigen Fluss der Sprache vernichten.

## III. Das Ansatzrohr.

Als Ansatzrohr des Kehlkopfs müssen wir den Raum über den wahren Stimmbändern ansehen. Es gehören also hierzu die Morgagnischen Ventrikel mit den falschen Stimmbändern, die Rachen-, Mund- und Nasenhöhle mit ihren verschiedenen Ausbuchtungen.

Ueber die physiologische Bedeutung der **Morgagnischen Ventrikel** hat man mannigfache Ansichten ausgesprochen. Nach Joh. Müller dienen sie dazu, die wahren Stimmbänder aussen frei zu machen, damit ihre Schwingungen ungehindert sind. Malgaigne vergleicht nicht mit Unrecht jene Räume mit der Aushöhlung des Mundstückes der Trompete, in welche hinein die Lippen des Bläsers als ausschlagende Zungen frei schwingen. Sie fehlen, sowie die falschen Stimmbänder vollständig den Wiederkäuern und bauchen

1 A. Frey, Ein Fall von coupirter Sprache. Berliner klin. Wochenschr. 1878 Nr. 29.

2 Kussmaul, Die Störungen der Sprache. Leipzig 1873, woselbst die ausführliche Literatur nachzusehen.

sich andererseits zu grossen resonirenden Hohlräumen aus bei manchen Affen (Brüllaffen, Orang etc.).

Neben dieser mechanischen oder akustischen Bedeutung, die jedoch beim Menschen um so verschwindender sein muss, je kleiner die Ventrikel an und für sich sind und je mehr sie bei der Stimmgebung durch die Entfernung der falschen Stimmbänder von der Mittellinie sich noch verkleinern, kommt ihnen noch eine zweite viel wichtigere zu.

Jeder Durchschnitt durch den Kehlkopf belehrt uns nämlich von dem übergrossen Reichthum jener Partieen an traubigen Drüsen, die theils ein schleimiges, theils ein seröses Secret absondern. Es ist sicher, dass jene Drüsenanhäufungen ihr Secret in die Ventrikel ergiessen, die es dann ihrerseits durch den schmalen Spalt auf die schwingenden Stimmbänder entleeren, eine Thatsache, auf deren Wichtigkeit meines Wissens zuerst MERKEL aufmerksam machte.

Die falschen Stimmbänder mit ihren vielen Drüsen, deren Ausführungsgänge bei Weitem der Hauptsache nach in die Ventrikel münden, sind in erster Linie, wie schon angedeutet, Befeuchtungsapparate der wahren Stimmbänder. Ausserdem dienen sie dem Kehlkopf als Schutzorgan, indem sie beim dichten Verschluss desselben mitwirken, ja in pathologischen Fällen schliesslich — bei Lähmungen der wahren Stimmbänder — können sie diese zum Theil substituiren. Die Stimmritze wird alsdann von einem falschen und einem wahren Stimmband gebildet.[1]

Steigen wir weiter aufwärts, so gelangen wir in einen Raum von ungemein complicirter Gestalt, den man in eine vordere, etwas höher gelegene und in eine hintere, zugleich tiefere Abtheilung trennen kann, welche ohne bestimmte Grenzen nach abwärts in den Anfangstheil der Speiseröhre übergeht. Der vordere über den falschen Stimmbändern befindliche Raum ist durch die schräg in ihn hineinragende Epiglottis nach oben und vorn begrenzt, der hintere dagegen baucht sich seitlich in zwei Vertiefungen aus, welche aussen

1 Siehe BRUNS, Die Laryngoskopie und die laryngoskopische Chirurgie. Tübingen 1865; ROSSBACH, Physiologie und Pathologie der menschlichen Stimme S. 55. Würzburg 1869; C. STÖRK, Klinik der Krankheiten des Kehlkopfes I. S. 56. Stuttgart 1876. Die immer wieder auftauchende Angabe, dass die falschen Stimmbänder auch unter normalen Verhältnissen sich direct bei der Stimmbildung betheiligen, sowie die wahren Stimmbänder und durch ihre Schwingungen, namentlich die „Kopfstimme" erzeugen, habe weder ich, noch soweit mir bekannt, ausser KILIAN (Beiträge zur Physiologie der menschlichen Stimme im Arch. f. d. ges. Physiol. IX. S. 244) und DEPPE (Die Laute der deutschen Sprache. Heidelberg 1872), irgend Jemand, der hierüber laryngoskopische Beobachtungen angestellt, bestätigen können. Diese Thatsache muss also, wenn vorhanden, äusserst selten sein und vielleicht auf die ausnahmsweise starke Muskulatur der Taschenbänder zurückgeführt werden.

und vorn von der hinteren, oberen Partie des Schildknorpels, nach innen und vorn von einem Theil des Ringknorpels, den Giessbeckenknorpeln und der Plica ary-epiglottica begrenzt werden (s. Fig. 42 S. 59). Nach unten endigen sie blind, etwa in der Höhe der wahren Stimmbänder und nach innen und hinten gehen sie jederseits in einen engen Canal über, den Anfang des Schlundrohres, der die beiderseitigen Ausbuchtungen mit einander in Verbindung setzt. Jene Ausbuchtungen führen nach TOURTUAL den Namen der Sinus pyriformes, von LUSCHKA werden sie Recessus pharyngo-laryngei genannt.

In wie weit die Epiglottis die Stimme beeinflusst, ist schwer zu sagen. Der Kehlkopfspiegel lehrt, dass sie bei verschieden hohen Tönen, verschiedene Stellungen einnimmt, sich senkt bei tiefen und erhebt bei hohen Tönen. LONGET behauptete, dass sie wenigstens bei Hunden, denen er sie niederdrückte oder vollständig abschnitt, keinen Einfluss auf die Höhe und Art der Stimme habe, was auch JOH. MÜLLER auf Grund seiner Versuche am menschlichen Kehlkopf angenommen. Neuerdings hat jedoch WALTON[1] es wahrscheinlich gemacht, dass die Epiglottis durch ihre verschiedene Stellung die Klangfarbe der Stimme in hohem Maasse verändert. Liegt sie bei nach hinten gedrängter Zunge fest auf den Stimmbändern auf, so dass man dieselben mit dem Kehlkopfspiegel gar nicht sehen kann, so wirkt sie dämpfend und erzeugt dumpfe Klänge, verdeckt sie hingegen die Stimmbänder nur zum Theil, so ist die Stimme am hellsten, und richtet sie sich ganz auf, so dass man die Stimmbänder vollkommen frei übersehen kann, so verliert die Stimme an Glanz und wird schärfer.

An den eben beschriebenen tiefsten Theil des Ansatzrohres, den MERKEL die Pars laryngea tubi phonoleptici genannt hat, schliesst sich der Rachentheil die Pars isthmica an, welche von der Höhe des Kehldeckels bis zum weichen Gaumen reicht. Der in ihr liegende Isthmus faucium trennt die Rachenhöhle gegen die Mundhöhle ab. Die Enge selbst, der Isthmus, wird gebildet durch die beiden muskulösen Bogen, den Arcus glossopalatinus und pharyngopalatinus, welche wie zwei vorspringende Coulissen den Raum seitlich einengen, während der weiche Gaumen mit dem Zäpfchen die obere und der Zungenrücken mit der an ihn sich anschliessenden Epiglottis die untere Umgrenzung herstellt.

Von hier geht nun die erste grosse vordere Ausbuchtung des Ansatzrohres, die Mundhöhle, ab, die für uns wesentlich von Interesse ist, weil sie durch ihre beweglichen und in ihrer Spannung

1 WALTON, Journ. of Physiol. I. p. 303. 1878.

veränderlichen Wandungen und den in ihr liegenden Muskelapparat, die Zunge, mannigfacher Gestalts- und Grössenveränderungen fähig ist. Ihr Volumen kann bei geschlossenem Kiefer durch luftdichtes Anlegen des Zungenrückens an den Gaumen und Näherung der Wangenschleimhaut bis fast auf 0 verkleinert und andererseits durch Oeffnung des Mundes oder Senkung seines Bodens in einen weiten Hohlraum umgewandelt werden, dessen Ausgangsöffnung von den beweglichen Lippen beherrscht wird.

Weiter aufwärts geht das Ansatzrohr in einen bis an die Schädelbasis heranreichenden, querovalen Hohlraum, das Cavum pharyngo-nasale über, welches vorn mit dem zweiten seitlichen Ansatzrohr oder besser dem zweiten Paar seitlicher Ansatzröhren, den Nasenräumen, in Verbindung steht.

Es ist somit das Ansatzrohr des menschlichen Kehlkopfes im Wesentlichen eine etwa 11,5 Cm. lange, 2 Cm. tiefe und 1,5—4,5 Cm. breite Rinne, die zwei grosse seitliche Ausbuchtungen nach vorn trägt, die eine über der anderen. Durch muskulöse Apparate sind wir nun in den Stand gesetzt, mit dem unteren Theil des Ansatzrohres entweder beide oder nur eine von beiden Höhlen in Verbindung zu setzen und die Gestalt des Ansatzrohres selbst vielfach zu verändern.

Verkürzt wird das Ansatzrohr natürlich durch jegliche Hebung des Kehlkopfes, verlängert durch Senkung desselben, in seiner Gestalt aber verändert durch seine muskulösen Wände und die in sein Lumen hineinragenden muskulösen Apparate.

Die Muskeln, welche hierbei in Betracht kommen, sind zunächst die verschiedenen Constrictoren, die nach Henle passend mit dem Namen des Laryngo-hyo- und Cephalopharyngeus bezeichnet werden und deren Fasern alle einen wesentlich horizontalen Verlauf haben. Ihre Zusammenziehung verengt hiernach das Lumen des von ihnen umschlossenen Rohres, ohne es in seiner Länge bedeutend zu alteriren. Ihnen entgegen stehen die Levatoren, deren Fasern von oben nach abwärts verlaufen, der Stylo- und Palatopharyngeus, die gemäss ihrer anatomischen Anordnung den Schlund im Ganzen heben und somit verkürzen können.

Während die Gestaltsveränderung des Ansatzrohres durch die genannten Muskeln und ihre Wichtigkeit bei der Stimmbildung weniger in die Augen springt, so sind wir andererseits durch muskulöse Organe, welche in das Lumen des Ansatzrohres selbst hineinragen, in den Stand gesetzt, die Gestalt desselben auf das Ergiebigste und Augenscheinlichste zu verändern. Jene Organe sind das Gaumensegel und die Zunge.

Die erstere ist bekanntlich eine Klappe, die, wenn sie stark

gesenkt ist, den über dem Kehlkopfe befindlichen Luftraum nur mit den Hohlräumen der Nase in Verbindung setzt und dadurch die in ihnen enthaltene Luft – bei tönendem Kehlkopf – zum Mitschwingen veranlasst, oder wenn sie erhoben ist, die Nasenräume ganz und gar von dem unteren Theil des Ansatzrohres absperrt und nur die Mundhöhle mit ihm vereinigt. Nimmt sie schliesslich eine mittlere Stellung ein, so werden sowohl die Mund-, wie die Nasenhöhle gleichzeitig mit dem unteren Theil des Ansatzrohres verbunden und die Luft entweicht sowohl durch Mund als Nase nach aussen.

Ueber den Bewegungsmechanismus des weichen Gaumens sind mannigfache Untersuchungen angestellt worden. Bei der Complicirtheit der hier befindlichen Muskeln und der mannigfachen Art ihrer gegenseitigen Verflechtung ist es begreiflich, dass die Ansichten der Untersucher über die Betheiligung dieser Muskeln nicht in allen Punkten übereinstimmen.

Nach der Darstellung von Passavant[1] contrahiren sich, wenn das Gaumensegel die Nasenhöhle von der Mundhöhle absperren soll, zunächst die Levatores palati mollis und, wie ich hinzufüge, die Tensores seu Circumflexi palati mollis. Hierdurch wird das Gaumensegel in seinem vorderen Abschnitte horizontal erhoben, in seiner Totalität gespannt und in ein Gebilde verwandelt, das nicht leicht dem Drucke der Luft oder dem andringenden Bissen nachgiebt. In seinen hinteren Partieen hingegen wird es durch die Glosso- und Pharyngopalatini eher vertical gestellt, so dass es einen rechtwinkligen Knick nach unten bildet. Indem sich ausserdem die Pharyngopalatini bei ihrer Contraction gerad strecken, nähern sie sich der Mittellinie und verengern den Isthmus. Dabei kommen sie aber nicht, wie Dzondi[2] behauptete, zu gegenseitiger Berührung und festem Verschluss; dieser vollzieht sich vielmehr dadurch, dass das Gaumensegel in oben beschriebener Art gehoben und gegen die hintere Pharynxwand angestemmt wird.

Dass auch diese bei dem ganzen Vorgange nicht passiv bleibt hat zuerst Passavant an einem Individuum mit einer Gaumenspalte nachgewiesen. Er hat beobachtet, dass die ganze hintere Pharynxwand[3] etwa in der Gegend des Atlas nach vorn rückt und dadurch dem Gaumensegel den Verschluss erleichtert, welches sich unter dem hervorgetriebenen Wulst anlegt. Hierdurch wird ventilartig die Mundhöhle von der Nase, aber nicht umgekehrt diese von jener, luftdicht abgesperrt. Jener Wulst wird erzeugt durch Contraction des Constrictor pharyngis superior, dessen Fasern bogenförmig von einem Hamulus pterygoideus zum anderen gehen und im contrahirten Zustande die hintere Pharynxwand nach vorn treiben

---

1 G. Passavant, Ueber die Verschliessung des Schlundes beim Sprechen. Frankfurt a. M. 1863 und Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. XLVI. S. 1. 1869.

2 Dzondi, Die Functionen des weichen Gaumens. Halle 1813.

3 Nach neueren rhinoskopischen Untersuchungen scheint dieses Vorwölben der hinteren Pharynxwand kein constantes Vorkommniss zu sein. (Siehe C. Michel, Berliner klin. Wochenschr. 1875. Nr. 42.) Herr Prof. Voltolini versichert mir jedoch, es nie vermisst zu haben. An mir selbst ist es, wenn ich das Zäpfchen nach vorn ziehe und Schlingbewegungen mache, deutlich zu sehen oder auch ohne Weiteres mit dem Finger zu fühlen.

müssen. Auch die Annäherung der Gaumenbogen wird von Passavant nicht so sehr der Thätigkeit der Pharyngopalatini, wie ebenfalls jenem Constrictor superior zugeschrieben, der sich contrahirend alles zwischen seinen Ansatzpunkten Gelegene der Mittellinie zutreibt. Es ist dieser Muskel daher vorzugsweise ein der Sprache dienender Apparat, während die anderen Constrictoren wesentlich Schlingmuskeln sind.

Das Gaumensegel vermag aber auch andererseits sich nach vorn zu bewegen und mit dem Rücken der Zunge in Berührung zu kommen. Auf diese Weise sperrt es den Mundraum von dem Kehlkopfe ab und bringt diesen lediglich mit den Nasenhöhlen in Verbindung. Dieser Verschluss dürfte wesentlich durch die Thätigkeit der Glosso- und Palatopharyngei zu Stande kommen.

Der zweite, für die articulirte Sprache wichtige Muskel oder Muskelapparat, der im Inneren des Ansatzrohres gelegen ist, ist die Zunge mit ihren eigenen und den von aussen an sie herantretenden Muskeln. Sowohl mannigfacher Gestalts- wie Ortsveränderungen fähig, vermag sie den Raum, in welchem sie liegt, zu erweitern oder zu verengen, ihn in Unterabtheilungen zu zerlegen, welche sie wieder, je nach dem Grade der Annäherung an gegenüberliegende Wände ganz von einander trennen, oder durch enge Spalten mit einander in Verbindung setzen kann. Diese ihre unendlich mannigfaltige Thätigkeit werden wir bei der Lautbildung näher kennen lernen.

Die physiologische Bedeutung des Ansatzrohres liegt in Folgendem. Indem wir dasselbe in der ausgiebigsten Weise verändern können, besitzen wir zugleich die Fähigkeit, den Klang unserer Stimme in eben der Ausdehnung wechseln zu lassen. Eine helle oder dumpfe, eine schnarrende oder näselnde Stimme, die verschiedenen Vocale sind das Resultat dieser Veränderungen des Ansatzrohres. Die Höhe des Stimmtones wird aber hierdurch nicht beeinflusst; dazu ist erstens das Ansatzrohr nicht fest genug, seine Wände sind grösstentheils weich und nachgiebig, ausserdem sind die Stimmbänder zu grosse, elastische Membranen, die schon bei verhältnissmässig niederem Luftdrucke leicht ansprechen (s. Seite 36).

Eine andere Function des Ansatzrohres besteht darin, die Tonwellen zusammenzuhalten und ihnen eine bestimmte Richtung zu geben. Und gerade so wie der Trompeter die Trompete dahin richtet, wo ihre Töne vornehmlich gehört werden sollen, so richten auch wir, wenn wir sprechen oder singen, die Mundöffnung unseres Ansatzrohres, aus dem die Schallwellen heraustreten, dorthin, wo wir wollen, dass sie vernommen werden, ja wir verlängern nicht selten das Ansatzrohr mit den Händen, um unsere Stimme recht weit hörbar zu machen.

---

# DRITTES CAPITEL.

# Die Stimmbildung im Lebenden.

## I. Geschichtliches.

Die Kenntnisse der Alten über das Zustandekommen der menschlichen, beziehungsweise der thierischen Stimme sind nicht so unbedeutend und geringfügig, als man sich vielleicht im Allgemeinen vorzustellen gewöhnt ist. Die Bedeutung der durch die Stimmritze strömenden Luft war bereits Hippokrates[1] bekannt. Er weiss, dass, wenn in Folge von Verletzungen die Luft unterhalb des Kehlkopfes die Luftröhre verlässt, eine Stimme nicht mehr erzeugt werden kann. Sie tritt aber sofort wieder auf, wenn man die Wunde der Luftröhre fest verschliesst. Zum Lautsprechen gehört viel Luft, die vorher eingeathmet werden und dann mit einer ziemlichen Kraft durch die Luftröhre, resp. den Kehlkopf herausgestossen werden muss. Die Verbindung der Luftröhre mit den hohlen d. i. lufthaltigen Lungen und dem Kehlkopf ist ihm bekannt; er betrachtet dieselbe nicht, wie viele seiner Vorgänger und Zeitgenossen, als ein Rohr, welches zur Aufnahme der Flüssigkeiten in den Körper dient; denn wenn man ein durstiges Thier (am besten ein Schwein) gefärbte Flüssigkeit trinken lässt und ihm während des Trinkens die Kehle durchschneidet, so findet man die Kehle nur ein wenig, die Speiseröhre aber intensiv gefärbt.

Ueber die Höhe der von uns oder den Thieren in den Stimmorganen erzeugten Töne und ihre Vereinigung mit Geräuschen zur Sprache berichtet Aristoteles unter Anderem Folgendes: Die Höhe der Stimme ist wesentlich von dem Alter der Individuen abhängig. Alle jungen Geschöpfe und meistens auch alle weiblichen haben eine höhere Stimme, als erwachsene, und die Fähigkeit eines und desselben Individuums, hintereinander hohe und tiefe Töne zu erzeugen, dürfte auf dieselben Eigenschaften d. h. also auf Vergrösserung oder Verkleinerung der stimmgebenden Apparate zurückzuführen sein. Kleine Körper oder solche, die überhaupt leicht durch Kräfte zu bewegen sind, geben in der That hohe Töne und bewegen sich schnell, grosse oder schwer bewegliche geben tiefe Töne und bewegen sich langsam. Da nun die Frauen und Kinder nur wenig Luft in Bewegung setzen, ist deren Stimme hoch, und da die Männer grosse Mengen Luft bewegen, so ist deren Stimme tief. — Im Gegensatz zu diesen theoretischen Annahmen treten praktische, anatomische Kenntnisse bei einem späteren For-

---

1 *Περὶ σαρκῶν* Cap. XVIII. *Εἶδον δὲ ἤδη, οἳ σφάξαντες ἑαυτοὺς ἀπέταμον τὸν φάρυγγα παντάπασιν. οὕτως ζῶσι μὲν, φθέγγονται δὲ οὐδὲν, εἰ μή τις συλλάβῃ τὸν φάρυγγα.*

2 *Περὶ τῆς καρδίας* Cap. II. *Εἰ γάρ τις κυάνῳ ἢ μίλτῳ φορύξας ὕδωρ δοίη δεδιψηκότι πάνυ πιεῖν, μάλιστα δὲ συὶ (τὸ γὰρ κτῆνος οὐκ ἔστι ἐπιμελὲς οὐδὲ φιλόκαλον), ἔπειτα δὲ εἰ ἔτι πίνοντος ἀνατέμνοις τὸν λαιμὸν, εὕροις ἂν τοῦτον κεχρωσμένον τῷ ποτῷ.*

scher, GALENUS, hervor. Derselbe kennt die Knorpel des Kehlkopfes und bezeichnet sie mit den auch uns geläufigen Namen (er nimmt allerdings nur einen Giessbeckenknorpel an), er kennt die hauptsächlichsten Muskeln desselben und ihre Wirkungsweise, er weiss oder behauptet es wenigstens[1], dass eine Stimme nur zu Stande kommen könne, wenn die Stimmritze verengt, die betreffenden Knorpel einander genähert sind; der Kehlkopf selbst und die in ihm liegenden Stimmbänder werden mit der Zunge einer Flöte verglichen, welche das wesentlichste an diesem Instrument sei. An einer anderen Stelle (de voce et anhelitu) vergleicht er freilich den Kehlkopf mit der darauf sitzenden Epiglottis mit einer Flöte und spricht diesem Knorpel vermöge seines Querstandes eine grosse Bedeutung bei der Tonbildung zu. Verstärkt werde der Ton des Kehlkopfes durch den Gaumen, der wie eine Wand vorliege, und durch das Zäpfchen, welches nach Art eines Plektrum's wirke. Letzteres ist, wenn man unter Plektrum den Schlagring der Citherspieler versteht, unverständlich.

Soviel über die Kenntnisse der Stimmerzeugung bei den Alten. Die spätere Zeit bietet uns nichts wesentlich Neues; die Aristotelischen und Galenischen Anschauungen zeigen sich in dem individuellen Spiegel der mittelalterlichen Forscher, die nur aus Büchern, nicht aus der lebendigen Natur selbst ihre Kenntnisse schöpften. Zwar machte im 16. und 17. Jahrhundert die Anatomie des menschlichen Körpers und besonders auch die des Kehlkopfes derartige Fortschritte, dass sie als Grundlage der physiologischen Vorgänge durchaus als genügend betrachtet werden konnte. Indess erst das 18. Jahrhundert erzeugte Männer, die nicht blos den Kehlkopf genau kannten, sondern auch seine Thätigkeit, die Erzeugung der Stimme, mit Erfolg zu analysiren versuchten. —

In den Memoiren der Pariser Akademie vom Jahre 1700—1707 veröffentlichte DODART mehrere Aufsätze über die Ursachen der menschlichen Stimme. Die Ansichten, welche er in den ersten Aufsätzen niederlegt, werden vielfach in den späteren wissentlich oder auch unwissentlich umgestossen; bald ist der Kehlkopf eine Pfeife, bald ist er ein Zungeninstrument. Folgende Thatsache ist es jedoch, die DODART offenbar zu jener schwankenden Ansicht gebracht hat. Er vergleicht nämlich das Zustandekommen der menschlichen Stimme mit dem Ton und dem flatternden Geräusche, welches man hört, wenn man ein Papierblatt schlecht vor die Spalte eines Fensters geklebt hat, durch die der Wind pfeift. Wie hier der Ton lediglich durch die mit grosser oder geringer Kraft sich bewegende Luft erzeugt werde, so entstehe auch die menschliche Stimme in der Glottis, durch welche die Luft mehr oder weniger schnell gepresst wird; die Höhe des Tones aber sei abhängig von der Schnelligkeit, mit welcher die Stimmbänder analog dem Papier flatterten. Bei starkem Luftdruck, der die Luft schnell durch die Oeffnung hindurchtreibt, sei auch das Flattern schneller und der Ton also höher. Obwohl der Wahrheit so ungemein nahe, kommt DODART doch zu keinem befriedigenden Resultat, indem er bald der Grösse der Oeffnung und des Luftdruckes, bald wieder den Bändern die Tonbildung und Erhöhung zuschreibt.

---

1 De usu part. Lib. VII. Cap. XIII. *λέλεκται ... τὸ μὴ δύνασθαι γενέσθαι φωνὴν ἄνευ τοῦ στενωθῆναι τὴν διέξοδον* (sc. *τοῦ λάρυγγος*).

Etwa 40 Jahre später arbeitete Ferrein[1] über denselben Gegenstand. Er war der erste, der an ausgeschnittenen Kehlköpfen akustische Untersuchungen anstellte, zunächst an demjenigen eines Hundes: „Ich näherte die Lippen der Glottis und blies stark in die Luftröhre; sofort schien sich das Organ zu beleben und liess — ich sage nicht blos einen Laut, sondern eine Stimme hören, angenehmer für mich, als die ergreifendsten Concerte.“ Weiterhin untersucht er den Einfluss der Glottis-Weite oder Enge und findet entgegen der herrschenden Meinung von Aristoteles, dass der Ton kräftiger hervorbreche, wenn die Stimmbänder eng aneinandergelegt, dass er dagegen an Stärke nicht so bedeutend sei, wenn die Stimmbänder weiter von einander abstehen. Die Höhe des Tones aber wird durch die Oeffnungsweite nicht beeinflusst. Für ihn sind hiernach die Stimmbänder das wesentliche; sie gleichen den Saiten eines musikalischen Instrumentes, etwa einer Aeolsharfe, die von der vorbeistreichenden Luft, gleich einem Violinbogen, in tönende Schwingungen versetzt werden. Es tönt also nicht die Luft, sondern es tönen die Stimmbänder oder Stimmsaiten — cordes vocales — wie er sie aus diesem Grunde benennt. Bläst man stark, so sind ihre Excursionsweiten bedeutend und ihr Ton laut; verhindert man sie überhaupt am Schwingen, so wird kein Ton gehört, verkürzt man ihre Länge durch theilweises Aneinanderdrängen ihrer hinteren oder vorderen Partieen, so steigt die Höhe des Tones, den sie geben, wie dies bei den Saiten ebenfalls bekannt ist. Diese Verkürzung komme allerdings kaum im Leben vor; hier bewirke vielmehr die verschiedene Spannung der Stimmbänder und die damit verbundene Verlängerung die Verschiedenheit der Tonhöhe. Dass dem so sei, ergiebt sich aus der Beobachtung; denn drehe man den vorderen Theil des Schildknorpels nach abwärts, sodass der Raum zwischen seinem Winkel und dem Ringknorpel verkleinert wird, so erhöhe man den Ton wegen stärkerer Spannung der Bänder; in ganz gleicher Weise werde der nämliche Raum im Lebenden verkleinert, wenn wir immer höhere Töne der Skala singen.

Ferrein's Ansicht, gestützt durch eine Reihe sorgfältiger und origineller Experimente, hielt sich lange Zeit (etwa 100 Jahre), ehe ihr eine andere entgegentrat und sie völlig verdrängte. Ein Forscher, gleich ausgezeichnet durch vorzügliche Beobachtungsgabe wie durch technische Fertigkeiten, W. v. Kempelen, glaubte die Theorien von Ferrein und Dodart vereinigen zu können. In seinem höchst interessanten und vorzüglichen Werke über „Den Mechanismus der menschlichen Sprache“, Wien 1791, spricht er die Ansicht aus, dass stärkere Spannung der Stimmbänder mit Verkleinerung der Stimmritze zusammenfalle und umgekehrt Erweiterung derselben jedesmal mit einer gewissen Entspannung Hand in Hand gehe. Zu dieser Ansicht wird er namentlich geführt durch sein Schema des Kehlkopfes, nämlich einen biegsamen elastischen Ring, über dem eine in zwei Hälften gespaltene Membran aufgezogen ist. Drückt man den Ring in der Richtung der engen Spalte zusammen, so wird diese elliptisch, verbreitert sich also, und die Membranen erschlaffen namentlich an ihren freien Rändern; übt man dagegen einen Druck in senkrechter Richtung

1 Ferrein, Mémoires de l'académie des sciences 1741.

auf die Spalte aus, so wird diese bis auf eine haarfeine Linie verkleinert und die freien Ränder der Membranen gespannt. — In ganz ähnlicher Weise äussert sich etwa um dieselbe Zeit CHLADNI (1807, Akustik) der aus denselben Gründen, wie v. KEMPELEN, den Vertretern beider Ansichten Recht giebt. — Ausserdem sei bemerkt, dass sowohl KEMPELEN, wie alle diejenigen, welche die menschliche Stimme nachzuahmen versuchten (KRATZENSTEIN u. A.), hierzu stets gewissermassen instinktiv Zungen-, niemals Flötenpfeifen angewendet, das menschliche Stimmorgan selbst also mit den ersteren identificirt haben.

Dies that auch DUTROCHET.[1] Auf Grund des Klanges der menschlichen Stimme, welche namentlich in ihren tieferen Lagen ein Zittern wahrnehmen lasse, hält er sich für berechtigt, nicht einfach die Luft, wie bei den gewöhnlichen Orgelpfeifen, sondern einen festen schwingenden Körper als dabei betheiligt anzusehen; denn nur solche Instrumente, bei denen feste schwingende Körper zur Tonbildung mitwirken, erzeugten dergl. Erzitterungen. Das menschliche Stimmorgan gleiche demnach dem Horn, bei dessen Spiel die erste Ursache des Tones in den Schwingungen des Lippenmuskels liege. Was aber für den Hornbläser der Orbicularis oris mit seinen häutigen Bedeckungen, das ist für den Sänger oder Sprecher der M. thyr. aryt. mit den Stimmbändern. Die Schwingungen des Muskels sind das wesentliche, die Stimmbänder — als feste Aponeurosen des Muskels — schützen ihn nur vor Verletzungen, die ein allzu starkes Aneinanderschlagen der Muskelbündel zur Folge haben könnte. Die Verschiedenheit in der Höhe der hervorgebrachten Töne werde erzeugt einmal durch stärkere (passive) Spannung jener Muskeln, indem namentlich der Constrictor pharyngis und der Thyreo-hyoideus den Winkel des Schildknorpels spitzer macht und ihn weiter nach vorn treibt, andererseits durch active Spannung der Stimmmuskeln selbst, welche hierbei härter werden, bauchig hervortreten und ihre Elasticität vermehren. —

Etwas Genaueres über das Zustandekommen der menschlichen Stimme — namentlich vom theoretischen Standpunkt aus — lässt im Jahre 1814 ein deutscher Arzt C. LISKOVIUS vernehmen. In seiner „Theorie der Stimme" wendet er sich zunächst gegen FERREIN's Ansicht, dass die menschlichen Stimmbänder den Saiten der musikalischen Instrumente gleichzustellen wären. Die mächtigen Klänge der menschlichen Stimme, die soweit in die Tiefe reiche, könnten durch die Schwingungen dieser kleinen Stimmbänder durchaus nicht erklärt werden, um so weniger, als in denjenigen Instrumenten, deren Saiten durch den blossen Luftzug erschüttert werden, wie in den Aeolsharfen, nie ein der menschlichen Stimme ähnlicher, geschweige denn ein so mächtiger Ton erzeugt werde. Die Stimme entstehe vielmehr dadurch, — so schloss er aus seinen sorgfältigen Versuchen am ausgeschnittenen Kehlkopf — dass die wahren Stimmbänder sich einander näherten und der exspirirten Luft eine Enge bereiteten. Indem sie durch dieselbe streiche, erzitterten ihre Theilchen und es entstehe ein Ton, der um so höher, je enger die Stimmritze und je stärker der Druck der ausgeathmeten Luft sei. Die Stimmbänder schwingen hier-

1 DUTROCHET, Mémoires de l'académie des sciences 1806.

bei nur passiv mit, gerade so wie die ganze Luftröhre, deren Erzittern man mit der Hand fühlen könne. —

Nach Liskovius[1] ist also der Kehlkopf eine Pfeife, wie es ähnlich, wenn auch nicht so bestimmt Dodart behauptet hatte und nach ihm noch manche andere, unter ihnen in erster Reihe Savart.[2] Wir dürfen aber jenen hervorragenden Akustiker um deswillen nicht allzu hart verurtheilen, da er auf Grund unrichtiger Annahmen per exclusionem zu dieser Ansicht gelangte. Er sagt wörtlich: Il faudrait donc, pour que l'analogie fût admissible que le larynx ne pût rendre aucun son, tandis que les ligaments vocaux inférieurs sont écartés l'un de l'autre; il faudrait, quand on chante, qu'ils fussent presque en contact et que l'air comprimé dans la trachée, faisant effort pour se ménager une issue, les contraignît à s'écarter et qu'ensuite insuffisant pour surmonter celle des ligaments, il se fit une nouvelle condensation dans la trachée et ainsi de suite. Voilà ce qui devait arriver, si l'organe de la voix était une anche libre.

Freilich erhält er Töne, wenn er die Stimmbänder einander nähert und sie von der Luftröhre aus anbläst; aber diese Töne sind schreiend und der menschlichen Stimme unähnlich. Schöne und der menschlichen Stimme ähnliche dagegen glaubt er zu hören, wenn er einigermassen die Stimmbänder von einander entfernt und sie schwach anbläst. Er kommt daher zu dem Schlusse, dass die menschliche und thierische Stimme wie bei den Vogelpfeifen zu Stande kommt, welche kleine niedrige Cylinder sind, deren gegenüberliegende Basen je ein Loch haben (s. Fig. 54). Die einander gegenüberstehenden Löcher werden im Kehlkopf substituirt durch die untere und die obere Glottis, und der cylindrische Hohlraum durch die Morgagni'schen Ventrikel. Die höher gelegenen Theile, insonderheit die Mundhöhle, dienen als Ansatzrohr, welches diese Töne in der mannigfaltigsten Weise verändert.

Die Unrichtigkeit der Savart'schen Annahmen springt in die Augen, da die Töne, die der lebendige Kehlkopf producirt, absolut nichts mit jenen hohen zwitschernden Tönen der Jägerpfeifen zu thun haben, und da vielen Thieren, die mit starker Stimme begabt sind, die Morgagni'schen Ventrikel vollständig fehlen.

Nichtsdestoweniger tritt uns dieselbe Ansicht etwa 20 Jahre später, wenn auch in etwas veränderter Form und gestützt auf eine Reihe interessanter physikalischer Versuche, noch einmal entgegen. Der Physiker Masson[3] hat des Genaueren die periodischen Erschütterungen von Gasen untersucht, welche aus irgend einem Hohlraum durch eine kleine Oeffnung desselben hervortreten. Er construirte sich Apparate derart, dass die in einem Kästchen unter bestimmtem, genau messbarem Drucke eingeschlossene Luft durch durchlöcherte Metallscheiben entwich. Die Löcher der Scheiben waren alle scharfkantig und sie selbst 8 Millimeter gross und 2—3 Millimeter dick. So wie in diesen Apparaten, sollte auch bei der mensch-

1 In seinem späteren ausgezeichneten Werke (Physiologie der menschlichen Stimme. Leipzig 1846), welches sich durch das vollkommenste mir bekannte Literaturverzeichniss über Stimme und Sprache auszeichnet, erklärt er den Kehlkopf für eine Zungenpfeife.

2 Savart, Ann. d. chim. et. phys. XXX. 1825.

3 Masson, Ann. d. chim. III. sér. XL. p. 333. 1854.

lichen Stimme der Ton durch einen periodisch wechselnden Luftstrom, welcher durch die dauernd offenstehende Glottis ginge, erzeugt werden. (Le son est produit par l'ecoulement periodiquement variable à travers la glotte). Man sieht, dass gegen diesen Satz durchaus nichts einzuwenden ist, nur die Art und Weise wie diese periodischen Lufterschütterungen in der Glottis zu Stande kommen sollen, ist offenbar nicht richtig. Nach ihm sind es nicht die Stimmbänder, welche periodisch sich öffnen und schliessen und dadurch den continuirlichen Luftstrom unterbrechen, sondern lediglich die geöffnete Stimmritze selbst, die gleich dem scharfkantigen Loch der Scheibe den continuirlichen Luftstrom discontinuirlich und periodisch macht. Longet hat in der ersten Ausgabe seines Lehrbuches diese Masson'sche Theorie des weiteren auseinandergesetzt und, wie es scheint, sie selbst vertreten. In der 3. Auflage jedoch äussert er, dass sie nicht angenommen werden könne, weil in der That die menschliche Glottis mit den dicken durchlöcherten Metallscheiben keine Aehnlichkeit darbiete.

Eine durchaus klare und richtige Vorstellung von dem Zustandekommen der Stimme haben sich, wenn ich mich so ausdrücken darf, zwei Praktiker, Magendie, ein physiologischer und Malgaigne, ein chirurgischer Praktiker, durch das Experiment verschafft. Magendie[1] behauptete, dass der Kehlkopf mit seinen Stimmbändern eine Zungenpfeife darstelle, deren Zunge an Grösse und Gestalt veränderlich und alle Töne des menschlichen Stimmorgans zu erzeugen im Stande sei. Schwinge sie in ihrer ganzen Länge, so werden die tiefen, schwingen nur gewisse Theile derselben, indem die nicht schwingenden durch Muskelkraft fest gegen einander gepresst werden, so werden die hohen Töne hervorgebracht.

Die über dem Kehlkopf gelegenen Theile beeinflussen den im Kehlkopf erzeugten Ton nicht wesentlich, sondern setzen sich nur so weit wie möglich mit demselben durch Veränderung ihrer Gestalt und Grösse in Einklang. Diese Ansichten gewann Magendie aus Versuchen an lebenden Thieren (Hunden), deren Kehlkopf er blosslegte, und während die Thiere ihre Stimme hören liessen, direkt beobachtete. Dabei sah er, dass bei tiefen Tönen die Stimmbänder in ihrer ganzen Länge in Erzitterung geriethen, während bei hohen nur die hinteren Theile desselben schwingen sollten.

Dieser Angabe trat Malgaigne[2] entgegen, der darauf bestand, dass sich bei der Stimmgebung nur die vorderen Partieen der Stimmbänder betheiligen und dass das Ansatzrohr, namentlich auch die Nasenhöhlen, die durch das Gaumensegel geöffnet oder abgesperrt werden können, von ungemeiner Bedeutung für den Klang der Stimme seien. Die Stimme komme lediglich im Kehlkopf zu Stande, der eine doppelzungige membranöse Pfeife darstellt, aber nicht im Ansatzrohr, was Bennati[3] glaubte, der die späterhin noch oft wiederkehrende Ansicht ausspricht, dass namentlich gewisse hohe Töne (notes sus-laryngiennes) nicht im Kehlkopfe, sondern lediglich oberhalb desselben erzeugt werden.

Einige Jahre später erschienen die Epoche machenden Arbeiten von

---

1 Magendie, Précis élémentaire de physiologie, übers. von Heusinger I.
2 Malgaigne, Arch. général. d. méd. XXV. 1831.
3 Bennati, Mémoire sur le mécanisme de la voix pendant le chant. Paris 1832.

Joh. Müller über die Erzeugung der Stimme, die eine Menge positives, äusserst werthvolles Material zu Tage förderten, auf das wir später noch des Genaueren eingehen, betreffs der Theorie der Stimmbildung aber sich durchaus an die Ansichten Ferrein's anlehnten. Joh. Müller sah, so wie Ferrein in den Stimmbändern das primär Tönende, die Exspirationsluft treibt sie nur, wie der Wind die Saiten der Aeolsharfe, ohne selbst dabei zu tönen.

Diese Ansicht vertheidigte Müller auch noch später in seinem Lehrbuche, obwohl die classischen Untersuchungen W. Weber's über das Zustandekommen der Klänge in Zungenpfeifen bereits eine andere Ursache der Klangbildung gelehrt hatten.

Die Ansichten Weber's fanden aber auch anderwärts wenig Anklang. Wenn man sie auch für gewisse Zungen gelten liess, so wollte man sie doch nicht ohne Weiteres auf alle Zungen, namentlich nicht auf den menschlichen Kehlkopf und seine Stimmbänder übertragen.

Dies geschah erst, als ein Genie ersten Ranges, der Gesanglehrer Manuel Garcia, von Abstammung ein Spanier, von Geburt ein Franzose, den Kehlkopfspiegel erfand und es ermöglichte, den tönenden Kehlkopf des Menschen direkt zu beobachten. Zwar hatten nach den Angaben von Türck[1] bereits mehrere Chirurgen mit mehr oder weniger Glück versucht, den Kehlkopf durch Spiegelung sichtbar zu machen (Senn, B. Babington, Baumès, Liston). Als den Erfinder des Kehlkopfspiegels muss man aber nichts destoweniger Garcia ansehen, da er nicht blos die Methode selbständig geschaffen, sondern sie praktisch verwerthet und ausgenützt hat. Er äusserte sich hierüber folgendermaassen.[2] „The method which I have adopted is very simple, it consists in placing a little mirror, fixed on a long handle suitably bent, in the throat of the person experimented on, against the soft palate and uvula. The party ought to turn himself towards the sun, so that the luminous rays falling on the little mirror may be reflected on the larynx. If the observer experiments on himself, he ought by means of a second mirror to receive the rays of the sun and direct them on the mirror which is placed against the uvula."

Die Resultate, zu denen Garcia vermittelst dieses Apparates gekommen, sind nach jeder Richtung hin ausserordentlich. Die Erzeugung der Brust- und Falsetstimme, die Bildung der Töne überhaupt, die er entgegen der damals herrschenden Ansicht von Johannes Müller ganz im Sinne von Weber durch einzelne periodisch aufeinander folgende Explosionen erklärt, die sich durch Oeffnen und Schliessen der Glottis vollziehen, die weiteren Betrachtungen über die Anatomie und Physiologie der Kehlkopfmuskeln zeugen von einem eminenten Scharfblick und hervorragender Beurtheilungskraft eines Nicht-Anatomen über anatomisch-physiologische Thatsachen. Wunderbarer Weise fanden die Angaben Garcia's wenig Beachtung und Glauben. Ja Merkel äusserte sich, nachdem Segond[3] die Untersuchungen Garcia's allerdings auch nicht recht

1 Türck, Klinik d. Krankh. d. Kehlkopfes u. d. Luftröhre S. 27. Wien 1866.

2 The London, Edinburgh and Dublin philosophical magazine and Journal of Science X. 1855. Deutsch in der Monatsschr. f. Ohrenheilkunde XII. Nr. 1—6. Berlin 1878.

3 Segond, Gaz. hebd. 16. novbr. 1855. M. Garcia a la faculté de supporter dans le pharynx et à l'istme du gosier le contact prolongé des corps étrangers sans que cela provoque chez lui des efforts de vomissements.

gläubig referirt hatte, in seiner Anthropophonik 1857, Seite 608, folgendermassen: „Ich habe zwar die Originalbeobachtungen Garcia's noch nicht erlangen können, weiss daher nicht, wie Garcia bei diesen angeblichen Experimenten verfuhr, was er dabei gesehen und was er nicht gesehen hat, aber ich habe gerechten Grund an der Realität dieser Beobachtungen so lange zu zweifeln, bis ich erfahren habe, auf welche Weise Garcia das Anlaufen des Spiegels beseitigt, wie er den Kehldeckel (der die Glottis dem selbst in die Gegend der uvula durch den Spiegel versetzten Auge grossentheils entzieht), nach vorn zieht, wie er die Taschenbänder auseinander hält, um das Schwingen der seitlichen Partieen der Stimmbänder und das Schwingen derselben in ihrer ganzen Tiefe zu beobachten u. s. w." Der Kehlkopfspiegel wurde daher, wie dergleichen nicht selten vorkommt, einige Zeit später noch einmal erfunden von Ludwig Türck in Wien, der auf ähnliche Weise, wie Garcia, das Innere des Kehlkopfes an Kranken seiner Abtheilung vielfach beobachtete. Zu gleicher Zeit bemächtigte sich auch Joh. Czermak, welcher sich von Türck Kehlkopfspiegel entlieh und damit auf Türck's Abtheilung Versuche anstellte, der Angelegenheit, förderte sie durch viele eigene Beobachtungen und trug namentlich, durch zahlreiche Journalaufsätze und Demonstrationen an sich selbst und Anderen zur Popularisirung des Kehlkopfspiegels bei. Darum wird häufig nicht sowohl Türck, als vielmehr Czermak, ob mit Recht oder Unrecht, das wollen wir dahin gestellt sein lassen, als der Entdecker dieses wichtigen Instrumentes angesehen, welches in der Hand des Physiologen nicht bloss, sondern wesentlich in derjenigen des Arztes von hervorragender Bedeutung geworden ist.

Hiermit sind wir in die Gegenwart oder vielmehr auf den Standpunkt gelangt, den die Gegenwart über die Frage der Stimmbildung einnimmt. Wir handeln somit in Folgendem über die Theorie der Stimmbildung und wenden uns zunächst zu den Experimenten, welche am ausgeschnittenen Kehlkopfe angestellt wurden.

## II. Versuche und Beobachtungen, welche am herausgeschnittenen Kehlkopfe gemacht wurden.

Es war bekanntlich Ferrein (s. Seite 74), der es zum ersten Mal mit glücklichem Erfolge versuchte, einen herausgeschnittenen Kehlkopf anzublasen. Welche Töne er dabei gehört, und auf welche Weise er die Entstehung der Stimme erklärt, haben wir bereits oben skizzirt. — Wir wenden uns daher zu den Untersuchungen zweier Deutschen, denen von Liskovius (s. Seite 75) und Joh. Müller. Namentlich war es Müller, der in seinem Buche „Ueber die Compensation der physischen Kräfte am menschlichen Stimmapparat", Berlin 1839, eine Reihe der wichtigsten Beobachtungen niederlegte. Sie haben heut zu Tage nach Kenntniss des Kehlkopfspiegels, wenn auch nicht mehr die Bedeutung und das Interesse, das sie ihrer Zeit in Anspruch nahmen, sind aber gerade als messende Versuche zur Beantwortung mancher theoretischen Fragen immer noch von hervorragender Wichtigkeit.

Wenn man in einem Kehlkopfe durch Anblasen Töne hervorrufen will, so muss man auf irgend eine Weise die beiden Giessbeckenknorpel mit ihren Innenflächen zur Berührung bringen und sie aneinander befestigen. Schon das Gegeneinanderdrücken derselben mit den Fingerspitzen und ein geringes Herabziehen des Schildknorpels genügt in den meisten Fällen, um durch Blasen in die Luftröhre die Stimmbänder in tönende Schwingungen zu versetzen.

Für seine messenden Versuche verfuhr jedoch Joh. Müller folgendermassen: Der Kehlkopf mit einem Stück der Luftröhre wurde mit der hinteren Wand auf ein Brettchen gelegt und der Ringknorpel darauf festgebunden. Durch die Giessbeckenknorpel wurde alsdann ein Pfriemen gestossen, so, dass ihre vorderen Kanten sich eng berührten. Gekreuzte Schnüre befestigten sie gegeneinander und weitere Touren den Pfriemen an das Brettchen, sodass also hiermit das hintere Ende der Lig. vocalia überhaupt fixirt war.[1]

Zieht man dann durch den Winkel der Cartilago thyreoidea dicht oberhalb des Ansatzes der Stimmbänder einen Faden, so kann man, wenn er über eine Rolle geführt und mit Gewichten belastet wird, den Stimmbändern jede beliebige Spannung ertheilen. Um den Druck der Blasluft zu controliren, befindet sich seitlich ein Uförmiges Rohr, welches entweder mit Wasser oder Quecksilber gefüllt wird. — Alle oberhalb der wahren Stimmbänder befindlichen Theile können, ohne die Resultate erheblich zu ändern, der Einfachheit und Uebersichtlichkeit halber entfernt werden.

Wird ein derartig präparirter Kehlkopf entweder direkt mit dem Munde oder vermittelst eines Gebläses angeblasen, dessen Luft man nach Harless über laues Wasser streichen lässt, damit die Stimmbänder nicht vertrocknen und zum Tönen untauglich werden, so hört man, sobald dieStimmbänder durch Herabziehen des Schildknorpels, wenn auch nur wenig, gespannt sind, einen Ton, der einigermassen der menschlichen Stimme gleicht.

Er wird um so leichter erzeugt, die Bänder sprechen um so besser an, je mehr sie einander genähert sind, je fester also die Giessbeckenknorpel an einander anliegen. Thun sie das nicht, so entsteht zwar auch ein Ton, aber zwischen den Knorpeln entweicht nebenbei unter brodelndem Geräusch die Luft.

Die Höhe der so erzeugten Töne ist nun bei einem und demselben Kehlkopfe abhängig von der Grösse der spannenden Gewichte. Freilich nicht in dem einfachen Verhältnisse, wie das bei den Saiten der Fall ist, deren Schwingungszahl bekanntlich im geraden Verhältniss aus den Quadratwurzeln der spannenden Gewichte steht. Die Töne der Stimmbänder steigen nicht so schnell und regelmässig, was aber durchaus nicht befremdlich ist, da sich ja das

---

1 Ich habe es immer viel bequemer gefunden, die beiden Giessbeckenknorpel nicht vermittelst eines Pfriemens, der oft zu bedeutend verletzt, sondern vermittelst der gewöhnlichen Naht, die man mit dünnen chirurgischen Nadeln anzulegen hat, aneinander zu befestigen.

Stimmband mit jeder Mehrbelastung mehr dehnt, also länger wird, während dies bei der auf ein Monocord aufgespannten Saite nicht geschieht.

Bei all' diesen Versuchen ist ausserdem darauf zu achten, dass sich die Stimmbänder nicht gegenseitig in grösserer Ausdehnung berühren und aneinander anschlagen, da sonst sehr hohe, schreiende Töne entstehen, welche ihren Grund darin haben, dass nicht die ganzen Stimmbänder, sondern nur aliquote Theile derselben in Schwingungen gerathen und die periodischen Unterbrechungen des Luftstromes besorgen. Schwingen aber die Bänder in ihrer ganzen Länge und Breite, so kann man durch Vermehrung der spannenden Gewichte in dem Umfang von ungefähr zwei Octaven reine Töne erhalten. Eine weitere Spannung giebt zu sehr hohen, pfeifenden und schreienden Tönen Veranlassung.

Folgende Zahlen erläutern die Einzelheiten:

| Sp. Gewichte | Töne | Sp. Gewichte | Töne | Sp. Gewichte | Töne |
|---|---|---|---|---|---|
| $\frac{1}{2}$ Loth | ais | $5\frac{1}{2}$ Loth | $a^{1}$ | 15 Loth | $g^{2}$ |
| 1 „ | h | 6 „ | $ais^{1}$ | 17 „ | $gis^{2}$ |
| $1\frac{1}{2}$ „ | $c^{1}$ | $6\frac{1}{2}$ „ | $h^{1}$ | 19 „ | $a^{2}$ |
| 2 „ | $cis^{1}$ | 7 „ | $h^{1}$—$c^{2}$ | 22 „ | $ais^{2}$ |
| $2\frac{1}{2}$ „ | $d^{1}$ | $7\frac{1}{2}$ „ | $c^{2}$ | 25 „ | $h^{2}$ |
| $2\frac{8}{10}$ „ | $dis^{1}$ | 8 „ | $cis^{2}$ | 28 „ | $c^{3}$ |
| 3 „ | $e^{1}$ | $8\frac{1}{2}$ „ | $d^{2}$ | 31 „ | $cis^{3}$ |
| $3\frac{1}{2}$ „ | $f^{1}$ | $9\frac{7}{10}$ „ | $dis^{2}$ | 35 „ | $d^{3}$ |
| 4 „ | $fis^{1}$ | $10\frac{7}{10}$ „ | $e^{2}$ | 37 „ | $dis^{3}$ |
| $4\frac{1}{2}$ „ | $g^{1}$ | $11\frac{7}{10}$ „ | $f^{2}$ | | Kein Ton |
| 5 „ | $gis^{1}$ | 13 „ | $fis^{2}$ | | mehr |

Spannt man im Gegentheil die Stimmbänder ab, indem man wie der M. thyreo-arytaenoideus internus ihre Ansatzpunkte einander nähert, also einen Zug an den Schildknorpel von vorn nach hinten anbringt, so erzeugt man bedeutend tiefere Töne, die den tiefsten des Basses gleich sind.

Das Ansatzrohr, dessen Wirkung wir des Genaueren bei den künstlichen membranösen Zungen kennen gelernt haben, hat auf die Höhe der im Kehlkopf erzeugten Töne keinen nennenswerthen Einfluss. (Nur wenn man kleine Kehlköpfe verwendet, oder nur die äussersten Randpartieen der Stimmbänder gegen einander schlagen lässt, beeinflusst das Ansatz- und Windrohr die Höhe des Tones, eine Thatsache, die wir bereits oben (s. Seite 36) des Näheren begründet haben.)

Joh. Müller zieht hieraus den richtigen Schluss, dass auch das natürliche, lebende Ansatzrohr auf die Höhe der Kehlkopftöne keine Wirkung äussere, wenn es auch die Klangfarbe derselben in bedeutendem Umfange verändern könne.

Von höchster Bedeutung dagegen ist die **Stärke des Anblasens**, der Luftdruck, vermittelst dessen die Bänder zum Tönen gebracht werden. Gerade wie bei den künstlichen membranösen und gewissen metallenen Zungen der Ton allmählich in die Höhe getrieben werden kann, wenn man unter immer stärkerem Drucke Luft durch die Zunge treibt, so ist man auch am Kehlkopf im Stande, durch Erhöhung des Luftdruckes die Tonhöhe der schwingenden Bänder um etwa eine Quinte zu steigern. Hierbei ergeben sich interessante Beziehungen zwischen dem Einfluss, den die spannenden Gewichte und dem, welchen der gesteigerte Luftdruck ausübt.

Aus dem eben mitgetheilten und anderen ähnlichen Versuchen geht hervor, dass etwa eine 13—14 fach vermehrte Spannung der Stimmbänder den Eigenton derselben oder einen ihm nahe gelegenen (die höheren und höchsten Töne verhalten sich anders) um eine Octave, eine 4 fach vermehrte Spannung ihn um eine Quarte bis Quinte erhöht. Will man denselben Effect durch Verstärkung des Luftdruckes erzielen, so bedarf man (bei gleich bleibender Spannung) in dem ersten Falle höchstens einen 5—8 mal, in dem zweiten einen 2—3 mal so starken Luftdruck. Es müssen also die spannenden Gewichte, um dieselbe Tonerhöhung zu bewirken, viel rascher steigen, als die Spannungen des Luftdruckes.

Hieraus ergiebt sich nun eine dritte Versuchsreihe, welche die Frage beantwortet, wie sowohl die spannenden Gewichte, als auch der Luftdruck gleichzeitig verändert werden müssen, damit der Ton der Stimmbänder in seiner Höhe, wenn auch nicht in seiner Stärke, constant bleibt.

Folgender Versuch giebt über diese Angelegenheit nähere Auskunft:

| Gleicher Ton an Stärke zunehmend | Zunehmender Luftdruck Quecksibersäule von cm. | Abnehmende Spannung der Stimmbänder |
|---|---|---|
| piano a' | 1/2 cm. | 4 1/2 Loth |
| crescendo a' | 3/4 „ | 2 1/2 „ |
| „ a' | 1 „ | 1 1/4 „ |
| „ a' | 1 1/2 „ | 3/4 „ |
| forte a' | 2 „ | 1/4 „ |

Der Versuch zeigt, dass, entsprechend den früheren Resultaten, der Luftdruck nur um das 4 fache vermehrt, die Spannung der Stimmbänder aber um das 18 fache vermindert werden müsste, damit dieselbe Tonhöhe erhalten blieb.

Uebertragen wir diese Resultate auf den Lebenden, so stellt sich Folgendes heraus:

Singen wir beispielsweise irgend einen mittleren Ton erst forte bei starkem Luftdruck, so würde die Spannung der Stimmbänder, ausgedrückt durch die Thätigkeit des Crico-thyreoideus = 1 sein, singen wir ihn dagegen piano bei schwachem Luftdruck, so würde

derselbe Muskel etwa eine 18fach grössere Arbeit zu leisten haben. Es fragt sich, ob wir zu diesem Schlusse berechtigt sind. Ich glaube sicher nicht; denn bei all' den erwähnten Versuchen ist bis jetzt die Thätigkeit der anderen Kehlkopfmuskeln (Thyr. ar. int., Crico-aryt. lat. etc.) ausser Acht gelassen worden, die, ohne dass die Arbeit des Crico-thyreoideus in jenen bedeutenden Grenzen zu schwanken nöthig hat, durch Veränderung der Consistenz und Gestalt der Stimmbänder, also mit viel geringerem Kraftaufwande dasselbe erreichen können und in Wirklichkeit erreichen.

2) Wir wenden uns jetzt zu denjenigen Versuchen Müller's, welche weniger auf die Höhe der verschiedenen Töne, als vielmehr auf die Art ihrer Entstehung und Klangfarbe Bezug haben und zur Erklärung der sogenannten „Register“ wesentlich beitragen.

Lehfeldt[1] hat zuerst beobachtet, dass die Stimmbänder (im weiteren Sinne des Wortes mit den in ihnen liegenden Muskeln) der Regel nach als Ganzes schwingen, dass sie aber auch blos mit ihren äussersten Rändern in oscillatorische Bewegungen versetzt werden können. Die im ersteren Falle erzeugten tiefen Töne gleichen den Brusttönen, die zweiten hohen den Falsettönen der menschlichen Stimme. Müller überzeugte sich mehrfach von der Richtigkeit dieser Annahme, suchte aber auch das Vorkommen eben dieser Verhältnisse am Lebenden durch folgende Versuche wahrscheinlich zu machen und zu erklären. Für das Zustandekommen der Bruststimme ist der unter den Stimmbändern gelegene Raum nach Müller von wesentlicher Bedeutung. Die Gestalt und Grösse dieses Raumes aber kann verändert werden durch den Musculus thyreo-arytaenoideus internus, dessen untere Fasern nach Art eines „Stopfens“ jenen Raum verkleinern und die unter den Stimmbändern liegenden Schleimhautpartieen entweder einander nähern oder sogar mit breiten Flächen zur Berührung bringen (s. Fig. 48 *b*). Ruft man künstlich, durch seitliches Zusammendrücken des Kehlkopfes vermittelst einer Pincette eine ähnliche Wirkung hervor, so verhindert man auf diese Weise am besten und sichersten das Zustandekommen der Fistelstimme; es besteht auch bei starkem Blasen die Bruststimme fort. Spannt man dagegen bloss die Stimmbänder

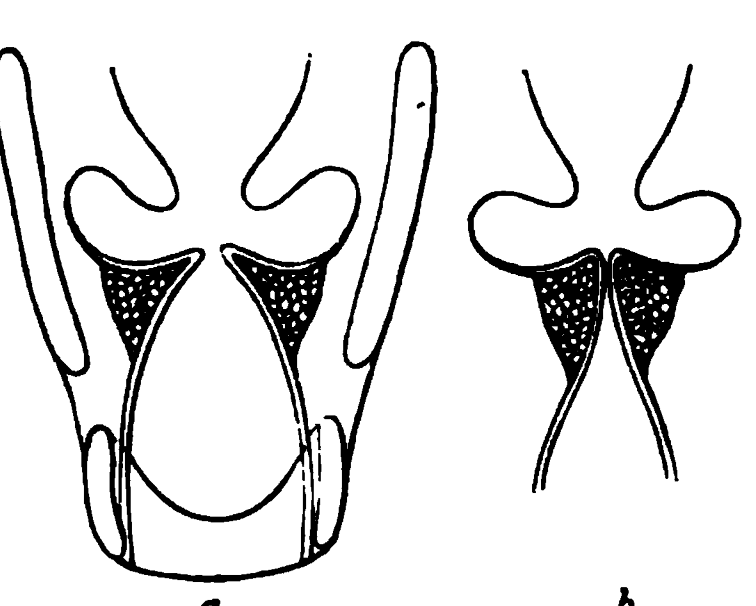


Fig. 48. *a* Frontalschnitt eines Kehlkopfes während der Fistelstimme, *b* während der Bruststimme (schematisch) nach Merkel.

1 Lehfeldt, Nonnulla de vocis formatione. Diss. inaug. physiol. Berlin 1835.

immer stärker und stärker, ohne sie gegen die Mitte zu drängen, so werden sie leicht sehr dünn, und schwingen nur mit ihren medialen Rändern; es entsteht die Fistelstimme. (S. Fig. 48 *a*.)

3) Bei all diesen Versuchen wurde stillschweigend vorausgesetzt, dass die beiden Stimmbänder in einer Ebene lagen und gleichmässig gespannt waren. Aber auch wenn dieses nicht stattfindet, wenn namentlich die Spannung der Stimmbänder nicht gleichartig ist, auch dann erhält man Töne und zwar analog den Experimenten mit künstlichen Zungen, entweder nur einen Ton, indem nur ein Band schwingt und das andere als mehr oder weniger festes Gegenlager dient, oder gleichzeitig zwei Töne (s. Seite 22). Diese nicht gerade schwer zu beobachtende Thatsache bestimmte Müller, die Stimmbänder und nicht die Luft als das primär tönende zu betrachten, weil, wenn die Weber'sche Theorie der Zungenpfeifen richtig wäre, man immer nur einen, aber niemals zwei Töne zugleich hören könnte. Dieser Einwand ist jedoch, wie wir wissen, hinfällig.

Die späteren Versuche von Harless und Merkel über die Töne des ausgeschnittenen Kehlkopfes ergaben nichts wesentlich Neues. Die originelle Vorstellung des ersteren, dass der zwischen den Giessbeckenknorpeln gelegene Theil der Stimmritze auch während der Stimmbildung offen steht und dann gewissermassen als regulatorisches „Ventil“ für den Luftdruck dient, um den Ton auf gleicher Höhe zu erhalten, hat sich als nicht zutreffend erwiesen. Die bis ins Unendliche modificirten Untersuchungen des Letzteren jedoch führten ihn zu fünf verschiedenen, durch allerlei Kunstgriffe erzeugten Registern, in denen der ausgeschnittene Kehlkopf ertönen soll und boten eine Menge von geringfügigen Einzelheiten dar, welche den Leser kaum interessiren dürften.

Meine eigenen Erfahrungen schliesslich, die ich wesentlich an Kehlköpfen von Hunden gesammelt habe, deren Giessbeckenknorpel aneinandergenäht waren und deren Stimmbänder ich einfach mit der Hand anspannte, lassen mich neben den beiden von Müller erwähnten, Brust- und Fistelregister, noch ein, beziehungsweise zwei andere unterscheiden, von denen ich das eine das Gegenschlag-, das andere das Doppelstimmregister nennen möchte. 1) Das gewöhnliche, wohl dem Müller'schen Brustregister entsprechende klingt dumpf, die Stimmbänder sprechen bei geringem Drucke an, brauchen aber zum Tönen viel Luft und schwingen in weiten Excursionen hin und her. Bei geringer Bewegung des Kehlkopfes oder Aenderung in der Spannung der Stimmbänder springt es nicht selten in das zweite, das Gegenschlagregister, über. Hierbei steigt der Ton in die Höhe und nimmt eine ganz andere Färbung an, er wird voller und reicher an Obertönen. Bläst man den Kehlkopf mit dem Munde an, so fühlt man, wie die Exspirationsluft bei dem plötzlichen Uebergange des ersten in das zweite Register gewissermassen zurückgehalten wird. Dieses Register braucht nämlich viel weniger Luft, diese aber von stärkerem Druck. 3) Das Fistelregister bietet nichts besonderes dar. 4) Das Doppelstimmregister, welches Müller ebenfalls bekannt war, tritt nicht selten auf.

sobald die Stimmbänder (wahrscheinlich ungleichmässig) entspannt werden. Man hört entweder zwei Töne oder, was gewöhnlich, ein trommelndes Getöse neben einem Tone.

## III. Die Stimmbildung im lebenden Kehlkopfe.

### *1. Beobachtung des blossgelegten Kehlkopfes.*

Die ersten rationellen Versuche, um die Thätigkeit des Kehlkopfes während der Stimmgebung zu beobachten, machte MAGENDIE, der bei Hunden zwischen dem Zungenbeine und dem Kehlkopf in die Tiefe einging und den tönenden Kehlkopf direkt beobachtete. Dabei stellte er, so wie alle diejenigen, welche nach ihm in ähnlicher Weise experimentirten (MALGAIGNE, LONGET), fest, dass für die Erzeugung der Stimme die gegenseitige Annäherung der Giessbeckenknorpel unerlässliche Bedingung sei; steht die Stimmritze offen, so bildet sich nie ein Ton. Ist dagegen nur die Glottis intercartilaginea geöffnet, sei es, dass man wie MALGAIGNE ein Stückchen Holz quer dazwischen steckt, sei es, dass sie — in seltenen Fällen — spontan offen bleibt, so entsteht noch sehr wohl ein Ton, der sich an Höhe und Intensität verändert, sobald dieser Raum sich vergrössert oder verkleinert (LONGET).

Entsprechend diesen Beobachtungen am Thiere hat man auch in einigen seltenen Fällen den Kehlkopf des Menschen auf dieselbe Weise zugänglich gefunden. Meistens waren es Leute, die beim Versuche des Selbstmordes sich durch einen scharfen Schnitt die Gegend oberhalb der Stimmbänder verletzten und diese sodann dem Auge des Beobachters blosslegten[1], oder Personen, die in Folge pathologischer Processe (gewisser Defecte) einen directen Einblick in ihren Kehlkopf gestatteten.[2] Allgemein wird hierbei angegeben, dass bei der Stimmbildung die Glottis sich von vorn bis hinten schliesst und die Stimmbänder heftig erzittern.

### *2. Beobachtungen mit dem Kehlkopfspiegel und anderen Hilfsmitteln.*

Diese seltenen Beobachtungen waren nicht danach angethan, die Lehre von der Stimmbildung des Menschen über allen Zweifel zu erheben. Dieses ward vielmehr erst möglich durch den Kehlkopfspiegel. Nichts ist bekanntlich einfacher, als sein Princip, das aus umstehender Abbildung (Fig. 49) zu ersehen. Die von dem Punkte *a* ausgehenden Licht-

---

1 Siehe MERKEL, Anthropophonik S. 592, woselbst mehrere Fälle zusammengestellt sind.
2 RUDOLPHI, Physiologie II. S. 370.



Fig. 60. Der Kehlkopfspiegel. Schema, um den Gang der mit einem Hohlspiegel gewonnenen Lichtstrahlen zu veranschaulichen. *a* Flamme. *b* Hohlspiegel. *c* Beobachtendes Auge. *d* Flammenbild *e* Kehlkopfspiegel. *f* Glottis mit darin befindl., durch den Kehlkopfspiegel reflectirtem Flammenbild

strahlen werden vermittelst des in *b* durchlöcherten Hohlspiegels convergent in den Rachen des zu Untersuchenden geworfen. Daselbst treffen sie auf den eigentlichen Kehlkopfspiegel *e*, und gelangen abwärts in den Kehlkopf selbst, den sie beleuchten. Ein durch den Hohlspiegel blickendes Auge *c* ist sonach im Stande, das Spiegelbild des beleuchteten Kehlkopfes zu sehen.

Indem ich die Technik des Kehlkopfpiegels als bekannt voraussetze und betreffs der Einzelheiten auf die darauf bezüglichen Werke verweise [1], erlaube ich mir nur die Bemerkung, dass man für physiologische Zwecke vermittelst der Selbstbeobachtung mit dem CZERMAK'schen Spiegel — nachdem man die ersten Schwierigkeiten überwunden — wohl am ehesten und leichtesten zu befriedigenden Resultaten für sich und für Andere behufs der Demonstration gelangt.

Mit Zugrundelegung der Thatsachen, die uns der Kehlkopfspiegel gelehrt, wenden wir uns nun zur Besprechung der menschlichen Stimme, die wir wie jedes akustische Phänomen nach ihrer Art und Klangfarbe, nach ihrer Höhe und Stärke beurtheilen.

---

## VIERTES CAPITEL.

# I. Der Klang der menschlichen Stimme.

### I. Die individuellen Verschiedenheiten im Klange der menschlichen Stimmen.

So sicher wir mit unseren Augen eine Person, die wir öfter gesehen, wieder erkennen an ihrer Gestalt und der Art ihrer Bewegungen, ebenso sicher vermögen wir mit unserem Ohr die Stimme irgend eines Bekannten als ihm und nur ihm eigenthümlich und zugehörig festzustellen und ihn lediglich an seiner Stimme zu erkennen. Keine menschliche Stimme ist einer anderen vollständig gleich, wenn auch mitunter sehr ähnlich, und so geübt sind wir allmählich in der Beurtheilung jener oft äusserst geringfügigen Unterschiede geworden, dass wir uns darin kaum täuschen.

Die Klangfarbe irgend eines Tones hängt nach den Untersuchungen von HELMHOLTZ bekanntlich von mehreren Umständen ab, 1) von der Art, Zahl und Stärke der in jedem Klange enthalte-

---

1 CZERMAK, Der Kehlkopfspiegel etc. Leipzig 1860; TÜRCK, Klinik der Krankheiten des Kehlkopfes. Wien 1866; MANDL, Maladies du larynx. Paris 1872; B. FRÄNKEL in Ziemssen's Handb. d. spec. Pathol. u. Therapie IV. 1. Leipzig 1876 etc.

nen Obertöne, 2) von dem ihm beigemischten Geräusche und 3) von einem dynamischen Momente, der Art seines Entstehens und Vergehens. — Alle diese Momente machen sich auch bei der menschlichen Stimme bemerklich.

a) Zunächst ist es HELMHOLTZ vermittelst der Resonatoren gelungen, die Existenz vieler Obertöne in der menschlichen Stimme nachzuweisen. Ihre Zahl ist um so grösser, je discontinuirlicher die primären Stösse sind, welche die Stimme bilden, je vollkommener also der Schluss der Stimmbänder und je rapider die Erschütterung ist, welche sie bei ihrem Ausschlage der über ihnen befindlichen Luft ertheilen. Kräftige, mit Bruststimme gesungene Töne lassen daher 20 und mehr Obertöne wahrnehmen, die, je höher sie sind, natürlich um so näher rücken und untereinander zu Dissonanzen Veranlassung geben. Dergleichen Dissonanzen in den Obertönen eines Klanges verleihen demselben bekanntlich nicht selten etwas Unangenehmes, Rauhes, Scharfes, was aber mehr oder weniger verloren geht, wenn man aus der ganzen Schaar der Obertöne durch bestimmte Ansatzröhren nur gewisse verstärkt und die anderen zum Verschwinden bringt.

Andererseits bilden sich jene hohen und starken Obertöne gar nicht erst aus, wenn die Stösse der Luft, welche den Ton zusammensetzen, nicht so plötzlich sich vollziehen, sondern die der Luft ertheilte periodische Bewegung, beziehungsweise Verdichtung von einem Minimum bis zu einem Maximum allmählich fortschreitet. Schwingen also unsere Stimmbänder so, dass sie den durch sie hindurchgehenden Luftstrom nicht plötzlich unterbrechen, sondern ihn nur allmählich absperren und allmählich wieder den Durchtritt gestatten, so entbehrt die Stimme von vornherein jener hohen starken Obertöne, hat somit ihre Schärfe und Härte verloren und eine gewisse weiche Klangfarbe angenommen.

Die Art also, wie unsere Stimmbänder für gewöhnlich schwingen, und die individuelle Gestalt und Beschaffenheit des Ansatzrohres und der resonirenden Apparate überhaupt, die eben bei dem einen nie ganz so ist, wie bei dem anderen, bestimmen die verschiedene Klangfarbe der menschlichen Stimmen. Die Stimme des einen ist hiernach dumpf, die des anderen hell, die eines dritten scharf schreiend, quäkend, weich, hart u. s. w.

b) Hierzu kommt, dass kein Klang, am allerwenigsten der der menschlichen Stimme, ablosut frei von Geräuschen ist. Diese begleiten ihn und verweben sich derart mit ihm, dass auch sie zur Charakteristik und Unterscheidung einzelner Stimmen ungemein viel

beitragen. Jene Geräusche machen sich um so weniger bemerkbar, in je grösserer Entfernung man die betreffende Stimme hört, oder je mehr sie von Haus aus, z. B. beim Gesange, gegen den Stimmklang selbst verschwinden. Diese beiden Umstände sind es daher auch, welche die Erkennung von Stimmen wesentlich erschweren.

Die erwähnten Geräusche sind aber wiederum so charakteristisch, dass man an ihnen allein, z. B. beim hörbaren Athmen (Seufzen) oder in der Flüstersprache nicht selten die Person, die diese Geräusche producirt, mit Sicherheit zu erkennen vermag.

c) Eine weitere bezeichnende Eigenschaft jeder Stimme ist die Art, wie sie von ihrem Besitzer gebraucht wird. Diese Thatsache, welche zwar mehr in das Gebiet der Sprache gehört, verdient hier doch kurz erwähnt zu werden, weil sie uns ebenfalls mehr, als man gewöhnlich denkt, zur Erkennung irgend einer Stimme, oder, sagen wir genauer, der Sprache einer Person dient. Die Kraft, mit der überhaupt die Stimme verwendet, die Art, wie ein Ton eingesetzt, wie er beim Sprechen ausgehalten wird, gewisse regelmässig wiederkehrende Tonfülle und Hebungen sollen hier nur angedeutet werden.

Die Stimme des Erwachsenen hat etwas Festes und Sicheres, sie detonirt wenig, weil er im Vollbesitz seiner Muskeln (auch derjenigen seines Kehlkopfes) ist, und sie mit Gewandtheit benützt; die des kleinen Kindes zeigt etwas Unsicheres, Klagendes und Schreiendes, weil es die Muskeln seines Kehlkopfes noch nicht ausreichend beherrscht und durch Kraft zu ersetzen sucht, was ihm an Geschicklichkeit abgeht; die des Greises endlich ist ebenfalls schwach und unsicher, weil auch ihm die Muskeln nicht mit der Kraft und Sicherheit gehorchen, wie dem Jüngling. Die Stimme des Weibes ist weicher, weil seine Stimmbänder zarter und die Action seiner Muskeln ruhiger ist und weniger kraftvoll, als beim Manne.

## II. Der verschiedene Klang der Stimme bei ein und demselben Individuum.

### *1. Die Register.*

#### A) Die Bruststimme.

Der Unterschied in der Stimme bei ein und demselben Individuum, je nachdem es in der Brust- oder Kopfstimme spricht oder singt, ist ein so bemerkenswerther, dass er auch den früheren Forschern auf dem Gebiete der Stimme und Sprache aufgefallen ist und zu mannigfachen Erklärungen und Hypothesen Veranlassung gegeben hat. Was zuerst die Bruststimme anlangt, so ist aus der alltäg-

lichen Erfahrung eines Jeden bekannt, dass derselben etwa folgende charakteristische Merkmale zukommen.

1) Sie zeichnet sich aus durch eine gewisse **Kraft und Stärke**, die ihr eigenthümlich zukommt. Zwar vermögen wir natürlich, sei es in der gewöhnlichen Sprache, sei es im Gesange, sie auch schwach ertönen zu lassen, nichtsdestoweniger übertrifft sie aber der Regel nach die Fistelstimme doch durch eine gewisse natürliche Kraft, die wir ihr um so bereitwilliger als Eigenschaft beilegen, als uns die Hervorbringung derselben (natürlich innerhalb gewisser Grenzen) verhältnissmässig wenig Kraftanstrengung kostet. Während wir nämlich bei dem Singen von Fisteltönen regelmässig das Gefühl starker Spannung und Anstrengung in unserem Kehlkopfe empfinden, strömt die Bruststimme als die natürliche und alltäglich geübte leicht und ungezwungen aus unserer Kehle. Dabei ist ihr Klang, wie die Untersuchungen von Helmholtz gezeigt haben, namentlich wenn wir sie mit Kraft im Gesange anwenden, reich an vielen und starken Obertönen, die wir entweder — bei der nöthigen Uebung und Aufmerksamkeit — an und für sich oder mit Hülfe von Resonatoren wahrnehmen können.

Ihrer Höhe nach gehören schliesslich die in diesem Register hervorgebrachten Töne den tiefen — wenn auch nach Merkel nicht den allertiefsten — an, die wir überhaupt vermittelst unseres Stimmapparates erzeugen können.

1) Vorbereitende Actionen für das Hervorbringen der Bruststimme.

Damit unsere Stimme töne, ist es in erster Linie nothwendig, dass wir eine gewisse Menge Luft unter mässigem Drucke durch die passend eingestellten Stimmbänder hindurchtreiben. Wir haben bereits bei der Besprechung des Windrohres das Nöthige hierüber gesagt und auch die Höhe des minimalen Luftdruckes angegeben, bei dem eben noch ein Ton entstehen kann, sowie die Höhe desjenigen theils aus eigener Erfahrung, theils aus den Beobachtungen Cagnard de Latours annähernd bezeichnet, bei dem kräftige und hohe Töne producirt werden. Damit wir nun bei der Sprache oder dem Gesange über das nöthige Quantum Luft verfügen können, pflegen wir — namentlich bei voraussichtlich lauter Stimmgebung — durch eine rasche, aber intensive Einathmung unsere Lungen damit zu versehen.

Hippokrates (περὶ τῶν σαρκῶν Cap. XVIII) beschreibt diesen Vorgang genau und schliesst dabei die Bemerkung an, dass nach einer Ausathmung es für uns überhaupt unmöglich sei, die Stimme hören zu lassen.

Das ist nun offenbar nicht der Fall; es gelingt fast Jedem ohne Mühe, auch wenn er schon bei weit geöffneter Stimmritze kräftig ausgeathmet hat, hinterher noch einen, wenn auch kurzen Ton zu bilden. Daraus geht hervor, dass die nach einer Ausathmung unter Atmosphärendruck stehende Luft der Trachea noch ziemlich stark comprimirt werden kann, und dass man durch eine tönende Exspiration die Lungen viel besser entleert, als durch eine nicht tönende, bei offener Stimmritze.

Sobald wir die nöthige Luft eingenommen, ist als zweite vorbereitende Action für die Stimmengebung das Feststellen des Kehlkopfes anzusehen. In einem bestimmten Register können wir für bestimmte Töne auch regelmässig bestimmte Stellungen des Kehlkopfes beobachten. Die bei der Anatomie des Kehlkopfes erwähnten äusseren Muskeln (M. hyo-thyreoideus, sterno-thyreoideus, constrictores pharyngis etc.) gerathen hierbei in wohlabgemessene Thätigkeit, die sich eben darin äussert, dass das Organ entweder höher oder niedriger und mehr oder weniger fixirt wird.

Je tiefer die Töne sind, welche wir von unserer mittleren Stimmlage ausgehend — erzeugen, desto weniger straff spannen sich die antagonistischen Muskeln an und solch' ein Kehlkopf ist von aussen mit dem Finger leichter zu verschieben, als wenn er beim Produciren von hohen Tönen selbst in die Höhe steigt.

### 2) Der Einsatz der Stimme.

Nach diesen Vorbereitungen erfolgt der Einsatz der Stimme. Dieser vollzieht sich auf zwei, nach Anderen sogar auf drei verschiedene Arten. Haben sich nämlich, wie oben beschrieben, die Giessbeckenknorpel mit ihren inneren Flächen fest aneinander gelegt und schliessen die Stimmbänder, als zwei mit ihren scharfen medialen Rändern sich berührende Falten, genau die Bänder-Glottis zu, so wird dieser Verschluss, sobald die Stimme einsetzt, durchbrochen.

Diese Sprengung des Kehlkopfthores verursacht ein gewisses kurzes Explosions-Geräusch, welches wir in unserer Sprache immer hören, sobald wir einen Vokal anlauten. Dieses ist das Hamze der Araber, der Spiritus lenis der Griechen.

Ein zweiter Einsatz der Stimme, den man nach Sievers[1] von vorn herein als den natürlichsten ansehen könnte, ist gerade der seltenste. Er besteht darin, dass man die Stimmbänder gerade nur soweit einander nähert und anspannt, als zur Bildung des beabsichtigten Stimmtones nöthig ist, die Stimmritze also nicht fest verschliesst. Dieser

---

1 E. Sievers, Grundzüge der Lautphysiologie S. 77. Leipzig 1876.

von Sievers als leiser Vokal-Einsatz bezeichnete Mechanismus ist, wie jener Forscher mit Recht ausführt, deshalb so selten, weil es für uns namentlich bei rascher und lebhafter Sprechweise schwierig ist, gleich im Anfange die richtige Energie der Exspiration mit der nöthigen Spannung der Stimmbänder zu vereinigen. Exspirirten wir zu stark, so entstände leicht ein viel höherer Ton, als wir beabsichtigt; exspirirten wir zu schwach, so würde es einige Zeit dauern, ehe der Ton überhaupt anspricht und sicher einsetzt. Er würde sonach auch an seiner charakteristischen Eigenthümlichkeit, die in jeder Sprache vorzugsweise am Anfange eines Vocals ausgeprägt wird, bedeutende Einbusse erleiden. Dieser Einsatz ist daher in der Sprache selten; man findet ihn noch am häufigsten im Gesange, wenn ein Ton piano angegeben und der Ausathmungsdruck allmählich gesteigert wird. Der Stimme geht alsdann ein ganz leises Geräusch voraus, welches schon Purkiňe[1] bekannt war und von ihm als „leiser Hauch" (lekki chuch) bezeichnet worden ist.

Die dritte, recht häufige Art des Stimmeneinsatzes geschieht so, dass die Exspirationsluft schon entweicht, wenn die Stimmbänder noch nicht verengt, geschweige denn geschlossen, sondern nur genähert sind. Das Geräusch, unter welchem dann vor dem Anlauten der Stimme die Luft entweicht, ist als Laut in unserer und vielen anderen Sprachen aufgenommen. Es ist das h, der Spiritus asper der Griechen.

Wenn in Folge von Lähmungen der Verschluss der Stimmbänder sich nicht correkt vollziehen kann, so ereignet es sich, wie Rossbach[2], Störk[3] u. A., mehrfach beobachtet haben, dass andere Theile des Kehlkopfes zum Verschluss herbeigezogen werden. Der obere Kehlkopfraum, die Taschenbänder, die aryepiglottischen Falten und der Kehldeckel treten dann für die Stimmbänder ein, legen sich eng aneinander, um bei Beginn des Klanges sogleich wieder auseinander zu fahren. Ist auch dieser Hilfsmechanismus nicht möglich, und tritt in Folge von Stimmbänderlähmung ein rechtzeitiger Glottisverschluss nicht ein, so sprechen diese Leute alle Vocale mit dem H aus. Sie sagen halt — statt alt, Hauge — statt Auge u. s. w.

### 3) Die Bildung der Bruststimme selbst.

#### *a. Aeussere Merkmale bei derselben.*

##### Resonanzen.

Wenn sich nun schliesslich die Stimme selbst hören lässt, beobachten wir äusserlich folgendes: Der Kehlkopf ist fixirt, je

1 Purkiňe, Badania w przedmiocie fizyologii mowy ludzkiéj. Kraków 1836, auch veröffentlicht im Kwartalnik naukowy II. p. 121, III. p. 104. Kraków 1835 u. 1836.
2 M. J. Rossbach, Physiol. u. Pathol. d. menschl. Stimme S. 55. Würzburg 1869.
3 C. Störk, Klinik der Krankheiten des Kehlkopfes S. 56. Stuttgart 1876.

nach der Höhe der Töne, unter oder über seiner Ruhestellung; das Ansatzrohr verlängert oder verkürzt, geschlossen, verengt oder erweitert, lässt die Stimme entweder frei oder gehemmt nach aussen treten. Je enger die Pforten, durch welche die Stimme ins Freie tritt, um so mehr erzittern die Wandungen des Ansatzrohres und seine benachbarten Theile, der Kopf.

Sprechen wir z. B. den Vocal i aus, wobei die Luft nur durch einen engen Kanal zwischen Zunge und Gaumen nach aussen tritt, so fühlt unsere Hand ein starkes Erzittern der Kopfknochen; ähnlich, wenn der Mund geschlossen und der tönende Luftstrom nur durch die Nase entweicht, wie bei der Aussprache des m, n und ng.

Gemeiniglich wird nun aber die Bruststimme, indem sie laut und kräftig nach aussen tönen soll, nicht durch die Engpässe im Ansatzrohre aufgehalten, sondern tönt bei geöffnetem Munde frei heraus. Da bemerken wir — wie z. B. bei der Aussprache des A — nichts von jener Erschütterung der Kopfknochen; sie sind verhältnissmässig ruhig, wohl aber erzittert und dröhnt gewissermassen das Windrohr und alle ihm benachbarten elastischen Organe, der gesammte Brustkorb. Die Stimme scheint deshalb dem Laien aus der Brust zu kommen, und wird „Bruststimme" genannt.

Diese Erschütterungen des Brustkorbes sind so intensiv, dass sie Jeder nicht bloss direct, sondern auch indirect durch andere feste Gegenstände hindurch (z. B. Stuhllehnen, wenn man mit dem Sprechendenden Rücken an Rücken sitzt) deutlich zu fühlen vermag. Sie sind ausserdem für bestimmte Laute so charakteristisch, dass manche Taubstumme lediglich dadurch, dass sie die Brust eines Sprechenden betasten, ohne ihn zu sehen, die gesprochenen Worte verstehen können.

Der Thorax ist sonach ein grosser Resonanzkasten, welcher der Stimme Kraft verleiht und uns somit verständlich macht, warum die auf dem todten Kehlkopfe producirten Töne den natürlichen stets an Fülle und Kraft bedeutend nachstehen.

Von grösster Bedeutung ist hierbei natürlich die Elasticität der resonirenden Theile. Es ist begreiflich, dass dieselben um so stärker und besser in Erzitterungen versetzt werden, je elastischer das gesammte mitschwingende Material ist, aus welchem sie bestehen. Flüssigkeiten, welche sich daher zwischen die elastischen Lungen und Rippen ergiessen und die Elasticität dieser Theile in hohem Grade herabgesetzt haben, heben auch den Pectoral-Fremitus, wie man jene Erzitterung bekanntlich in der praktischen Medicin nennt, auf, während andererseits die dem gesammten Thorax, den Rippen und der Lunge, im Stadium mässiger Inspiration zukommende höhere Spannung auch die Resonanz und die Stimme überhaupt verstärkt. Lautes Sprechen und Singen fordert daher einen gespannten Thorax, der sich in mässiger Inspirationsstellung befindet und

durch die in ihm enthaltene unter starkem Drucke stehende Luft noch aufgebläht und in seiner Elasticität bedeutend erhöht wird.

*b. Die Vorgänge im Kehlkopfe selbst bei der Erzeugung der Bruststimme.*

Wenn man den Kehlkopf während der Production der Bruststimme mit dem Kehlkopfspiegel betrachtet, so sieht man nachstehendes Bild:

Die Giessbeckenknorpel sind einander genähert und liegen mit ihren hintersten Partieen durch die Thätigkeit der Mm. arytaenoidei fest aneinander. Von diesem Punkte aus beginnt die Glottis vocalis bei den tiefen Tönen. Es schwingen also sowohl die wahren Stimmbänder als auch die Giessbeckenknorpel selbst, deren zugewendete Seiten die Glottis vocalis (ligamentosa) nach hinten verlängern.



Fig. 50. Tönender Kehlkopf (Brustregister) nach MANDL.

Nicht selten sind bei Tönen gewisser Tiefe die Stimmfortsätze hierbei mehr genähert als die hintersten Partieen der Giessbeckenknorpel (s. Fig. 50), noch häufiger aber die ganzen Innenflächen der Giessbeckenknorpel bis zu inniger Berührung gebracht, so dass von der Glottis intercartilaginea nichts übrig ist. Die freien Ränder der Stimmbänder sind in lebhafter Oscillation und lassen zwischen sich einen lang elliptischen oder haarfeinen linearen Spalt. Flüssigkeitstheilchen (Schleim etc.) nicht selten mit Luft vermischt, sieht man hierbei die Erzitterungen mitmachen oder sich nach Stellen begeben, die in relativer Ruhe sich befinden.

Welche Muskeln die Stimmbänder in der eben beschriebenen Weise spannen und einstellen, das haben wir bereits oben auseinandergesetzt (s. S. 59); nur ist hier noch einmal an die Thätigkeit des Thyreo-arytaenoideus internus zu erinnern, der durch seine Contraction dem ganzen Stimmband Resistenz verleiht, und namentlich an diejenige seiner äusseren Fasern, sowie an die des Thyreo-arytaenoideus externus und Crico-arytaenoideus lateralis, welche, wie schon GARCIA und JOH. MÜLLER richtig erkannt hatten, wesentlich bei der Erzeugung der Bruststimme betheiligt sind, indem sie die gesammten Massen der Stimmbänder nach der Mitte zu drängen und dadurch relativ dicke, nicht membranartig verdünnte Stimmlippen zu Oscillationen bringen (s. Fig. 40 *b*). Sie thun hierbei im Wesentlichen dasselbe, was JOH. MÜLLER am ausgeschnittenen Kehlkopfe erreichte, als er mit einer breiten Pincette oder zwei Skalpelstielen die unteren Partieen der Stimmbänder von beiden Seiten her kräftig zusammen-

presste. Ein beliebig verstärkter Luftdruck liess dann niemals die Stimme — wie sonst häufig — in das Fistelregister überspringen, sondern es erhielten sich stets die tieferen Töne des Brustregisters.

### B) Die Fistelstimme.

#### Eigenschaften und Mechanismus der Fistelstimme.

##### 1) Aeussere Merkmale der Fistelstimme.

Die Fistelstimme weist folgende charakteristische Eigenthümlichkeiten auf. Sie ist der Regel nach 1) nicht so tief, 2) nicht so kräftig, 3) nicht so voll und reich an Obertönen wie die Bruststimme, und ihre Hervorbringung veranlasst in uns — wenn wir uns nicht besonders darauf eingeübt haben — das Gefühl der Spannung und Anstrengung des Kehlkopfes und seiner Umgebung.

Sobald wir uns anschicken, einen Fistelton zu erzeugen, wird, ähnlich wie bei der Bruststimme, der Kehlkopf und zwar ziemlich hoch und nahe dem Zungenbein fixirt. Dabei wird er zugleich durch die an seine hintere Partie sich ansetzenden Muskeln (die Constrictoren) nach hinten gezogen und an der Wirbelsäule festgehalten.

Das Ansatzrohr ist in Folge der hohen Kehlkopfstellung verkürzt, der Mund, namentlich bei den höchsten Tönen weit geöffnet. Ausserdem beobachtet man, dass die in der Nachbarschaft des Kehlkopfes liegenden Muskeln in erhöhte Spannung gerathen und hierdurch gewisse Formveränderungen im Ansatzrohre bedingen. Das Gaumensegel hebt sich in die Höhe, das Zäpfchen verschwindet bei sehr hohen Tönen nicht selten ganz durch Contraction des Azygos uvulae und die hinteren Gaumenbögen treten straff gespannt der Mittellinie näher, so dass sie dann einem spitzen gothischen Fenster nicht unähnlich sind.

Das Ansatzrohr und seine Umgebung ist zugleich aus noch näher zu beschreibenden Gründen bei der Fistelstimme vorzugsweise Resonanzapparat. Während bei der Bruststimme die Töne aus der Tiefe, aus der Brust, zu kommen scheinen, dünkt es dem Laien jetzt, als entständen sie viel höher, in dem Ansatzrohr und seiner Umgebung, in dem Kopfe; daher die Fistelstimme auch vielfach Kopfstimme genannt worden ist.

Es ist ungemein leicht, sich davon zu überzeugen, dass bei der Fistelstimme der Thorax fast gar nicht, die Kopfknochen dagegen unter günstigen Bedingungen (s. S. 93) nicht unbedeutend erzittern. Die aufgelegte Hand giebt darüber Auskunft. Dabei ist aber — wie Rossbach mit Recht bemerkt — die Resonanz der Kopfknochen bei

der Bruststimme nicht etwa geringer. Sie tritt nur hier der mächtigen Erschütterung des Brustkastens gegenüber zurück, dagegen dort, wo jene fehlt, in den Vordergrund.

2) Die Vorgänge im Kehlkopf bei Erzeugung der Fistelstimme.

Das Bild, welches wir zu Gesicht bekommen, sobald wir einen Fistelton singen, zeigt Fig. 51. Man sieht die hinteren Partieen der Stimmritze fest und ziemlich weit nach vorn geschlossen; die Stimmritze selbst und die sie umgebenden schwingenden Theile der Stimmbänder sind hiernach kurz und lassen ausserdem, was geradezu charakteristisch für dieses Register ist, einen verhältnissmässig breiten elliptischen Spalt zwischen sich, der sich oft breiter erweist, als die haarfeine Berührungslinie der Stimmbänder während des Tönens der Bruststimme.

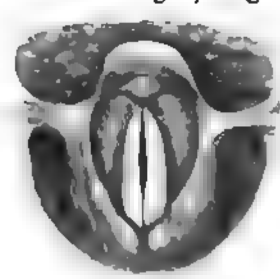


Fig. 51. Tönender Kehlkopf (Fistelstimme) nach MANDL.

Der Einblick in den Kehlkopf ist, weil auch die Hebemuskeln der Epiglottis contrahirt sind, vollkommen frei, man übersieht ohne weitere Mühe die Stimmbänder bis an ihren vorderen Ansatzpunkt.

Der Kehlkopf ist von vorn nach hinten verlängert, die ary-epiglott. Falten sind stark gespannt, die Sinus pyriformes ebenfalls in ihrem sagittalen Durchmesser vergrössert. Die falschen Stimmbänder desgleichen straff angespannt, wie es scheint, stark verdünnt und der Mitte und den wahren Stimmbändern selbst bedeutend genähert. Die Eingänge in die Ventrikel sind entweder feine Spalten oder ganz verstrichen. Viele Laryngoskopiker [1] glauben hiernach, dass die falschen Stimmbänder geradezu auf den Randtheilen der wahren Stimmbänder als fest gespannte dünne Stränge aufliegen und die unter ihnen befindlichen lateralen Partieen der wahren Stimmbänder am Schwingen verhindern, wie die Krücke, welche man an aufschlagenden Zungen nach vorn verschiebt, um deren schwingungsfähige Partieen zu verkleinern.

Die Stimmbänder selbst sind dünne, membranöse Vorsprünge, deren scharfe innere Kanten in kleiner Amplitude hin und her schwingen. Für Ersteres spricht zwar nicht die directe Besichtigung im auffallenden Lichte, wohl aber diejenige im durchfallenden. Es hat nämlich STÖRK [2]

---

1 L. MANDL, Traité pratique etc. p. 273; C. STÖRK, Klinik der Krankheiten des Kehlkopfes S. 66. Stuttgart 1876.

2 C. STÖRK, Klinik der Krankheiten des Kehlkopfes S. 65.

nach dem Vorbilde von CZERMAK bei passenden (mageren) Individuen vermittelst des Kehlkopfspiegels auch den von aussen her durchleuchteten Kehlkopf untersucht und dabei folgende interessante Beobachtung gemacht. „Wenn man, so äussert er sich, ein intensives Licht von aussen auf den unteren Theil des Kehlkopfes fallen lässt, so sieht man dasselbe im laryngoskopischen Bilde immer stärker durch die Stimmbänder durchscheinen, ein je höherer Ton hervorgebracht wird, bis zuletzt bei den Falsettönen nur mehr ein dünner Flor über dem Lichte zu schweben scheint.“

Auch über die Schwingungsart dieser dünnen vorspringenden Platten sind wir genugsam unterrichtet. Wenn nach den Beobachtungen von LEHFELDT und JOH. MÜLLER gemeiniglich die Ansicht ausgesprochen wird, dass bei der Fistelstimme nur die innersten Ränder der Stimmbänder schwingen, so ist diese Behauptung nicht ganz richtig. Denn auch die lateralen Theile sind nicht ruhig, schwingen aber im anderen Sinne als die medialen Ränder. Dass sie überhaupt in Erzitterung sich befinden, geht aus der nicht schwer zu beobachtenden Thatsache hervor, dass Secret von den lateralen Theilen der Stimmbänder häufig nach der Mitte zu, wenn auch nicht bis auf den freien Rand, getrieben wird.

Dass sie aber in anderem Sinne schwingen, zeigte kürzlich OERTEL[1] auf folgende sinnreiche Weise. Er untersuchte die schwingenden Stimmbänder, so wie es bereits MACH[2], TÖPLER an anderen schwingenden tönenden Körpern (Saiten u. s. w.) gethan, im intermittirenden Licht. Dabei entdeckte er die interessante Thatsache, dass bei einem geübten Sänger mit ausgebildetem Falsett die Stimmbänder in ihrer ganzen Breite schwingen, aber nicht als ganze Massen, sondern so, dass sich Schwingungsknoten oder vielmehr sagittale Knotenlinien bildeten, offenbar analog denen, die CARL MÜLLER an seinen Membranen (s. S. 8) beobachtet hatte und die er auch folgerichtig auf die Stimmbänder, wenn sie einen Fistelton bilden, übertrug. Das, was OERTEL praktisch gefunden, hatte jener theoretisch construirt; denn er äussert sich hierüber folgendermassen: „Die Falsett- oder Fisteltöne der menschlichen Stimme entstehen nicht durch Grundschwingung der Stimmbänder, sondern durch Partialschwingung derselben, so dass auf der Oberfläche jeder einzelnen Lippe eine oder mehrere Knotenlinien vorhanden sind.“ Hierdurch ist es möglich, dass die der Stimmritze zunächst liegenden Theile der Stimmbänder, obwohl auch die seitlichen Partieen oscilliren, sehr rasche Schwingungen machen und den Luftstrom so rasch unterbrechen, als es für die hohen Töne der Fistelstimme nothwendig ist.

Indem wir betreffs des Princips der OERTEL'schen Methode auf die Ar-

---

1 OERTEL, Centralbl. f. d. med. Wiss. S. 99. 1878.

2 MACH, Optisch-akustische Versuche. Prag 1873, woselbst die Geschichte dieser Methode nachzusehen.

beiten von Mach und Töpler verweisen, erwähnen wir nur, dass Oertel die Stimmbänder sich durch eine rotirende Scheibe betrachtete, die nahe an ihrer Peripherie gleichabständige Löcher hatte. Je nach der Rotationsgeschwindigkeit der Scheibe, die Oertel mit der Hand vermittelst eines Schnurlaufes in Bewegung setzte, sah man dann die schwingenden Stimmbänder entweder in Ruhe oder in einer Bewegung, die derjenigen, welche sie in Wirklichkeit ausführten ähnlich (beziehungsweise entgegengesetzt), aber viel langsamer war und direct mit dem Auge verfolgt werden konnte.

Die Muskeln, deren Contraction für das Zustandekommen der Fistelstimme erforderlich ist, sind im Wesentlichen dieselben, welche wir bei der Erzeugung der Bruststimme in Thätigkeit sahen. Zunächst müssen die Schliesser der Glottis (Mm. aryt. transv. und obliqui), ferner die Crico-aryt. lat. und thyreo-aryt. ext. und int., letztere jedoch nicht in der Art und Intensität wie bei der Bruststimme, in Contraction versetzt werden. Schliesslich sind die Spanner, der Stimmbänder (Crico-thyr., die Constrictoren etc.) in starker Action, wofür die Verlängerung des sagittalen Durchmessers den besten Beweis liefert. Die Schildknorpelplatten sind, wenn irgend möglich, der Mittellinie genähert, der Winkel des Pomum Adami also ein spitzerer, als bei der Bruststimme.

Es bleibt nun noch zu erklären, durch welchen Mechanismus die immerhin doch dicken, wulstigen Stimmbänder in diese dünnen, membranösen Falten umgewandelt werden. Dies ist meiner Meinung nach nur dadurch möglich, dass diejenigen Muskelbündel des Thyr. aryt. int. und ext., und Crico-aryt. lat., welche bei der Bildung der Bruststimme relativ bedeutende Massen der Stimmbänder nach innen. der Mitte zu, drängten, jetzt relativ unthätig sind. Bei der starken Längsspannung der Stimmbänder können diese sonst in ihnen liegenden Kraftcomponenten nicht oder nur wenig zur Entwickelung kommen. Man darf jedoch nicht einfach annehmen, wie es Merkel und Andere thun, dass die Fistelstimme sich von der Bruststimme nur durch die Unthätigkeit des M. vocalis unterscheidet. Wäre dies der Fall, so würde ein Kehlkopf, dessen beide Mm. vocales gelähmt sind, bei der nöthigen Spannung der übrigen Muskeln, Fisteltöne erzeugen, was bekanntlich nie der Fall ist. Gewisse Fasern des M. vocalis — namentlich die medialen — sind auch bei der Fistelstimme regelmässig in Action.

Aus diesem Mechanismus erklären sich nun folgende **Eigenthümlichkeiten der Fistelstimme**, von denen wir bereits oben gesprochen haben.

Zunächst ist die hohe Lage der Fisteltöne verständlich, da bei ihrer Erzeugung ja immer nur die medialen, dünnen Ränder der Stimmbänder

den Luftstrom unterbrechen, welche wie kleine und dünne Membranen oder Saiten rasch schwingen und hohe Töne erzeugen. —

Als ein zweites Merkmal der Fistelstimme gegenüber der Bruststimme bezeichneten wir ihre geringe Kraft und ihre geringe Rundung und Fülle. Auch dieser Umstand erklärt sich aus der Art ihrer Entstehung. Wir sahen, dass bei Erzeugung von Fisteltönen die Stimmbänder nie so genau sich zu einem haarfeinen Spalt aneinanderlegten, wie bei der Bruststimme, sondern dass stets ein kleiner elliptischer Spalt zwischen ihnen frei blieb. Die einzelnen in Folge der schwingenden Randpartieen erzeugten Luftstösse können daher weder mit der Kraft, noch auch mit der Plötzlichkeit und Schnelligkeit erfolgen, wie bei den schwereren, gut schliessenden Stimmbändern, die für die Bruststimme eingestellt sind. Diese erfordern eine bedeutende Spannung der Luft, ehe ihr Verschluss gebrochen wird, jene als nachgiebige, leichte Falten nur eine geringe. Die ersteren hinwiederum lassen die stark gespannte Luft explosionsartig herausstürzen, die letzteren geben leichter und allmählich nach und erzeugen einen weniger intermittirenden, als remittirenden Luftstrom.[1]

Darnach ist die Bruststimme reich an vielen und starken Obertönen und klingt voll, die Fistelstimme aber leer und dünn. Hierzu kommt, dass auch für diese die Resonanzverhältnisse viel ungünstiger sind, als für jene. Die Schwingungen der Lufttheilchen, die bei der Fistelstimme in der Luftröhre stattfinden, sind, wie wir gesehen haben, an und für sich geringer und vollziehen sich ausserdem nicht rapid, sondern allmählich, eignen sich also wegen der geringeren lebendigen Kraft, die ihnen innewohnt und der Art, wie sie dieselbe zur Verwendung bringen, nicht dazu, ihre Umgebung in Mitschwingung zu versetzen. Der Thorax, dieser vorzügliche Resonanzapparat, tritt für die Fistelstimme in den Hintergrund; es resonirt wesentlich nur das Ansatzrohr und seine Umgebung, welche von den bewegten Lufttheilchen direkt getroffen wird.

So wie der Luftdruck, so sind schliesslich auch die Luftmengen, welche für die beiden Register gebraucht werden, verschieden. Die Bruststimme namentlich in ihren mittleren und höheren Lagen erfordert Luft von starkem Druck, aber weil die Explosionen immer nur einen Moment dauern, überhaupt nur wenig Luft; es entweicht jedesmal immer nur eine äusserst geringe Menge Luft nach aussen; die Spannung der Luft in der Trachea hält sich daher, ohne dass wir unsere Ausathmungsmuskeln besonders anstrengen, ziemlich lange hoch und wir sind im Stande, auch die Stimme entsprechend lange auszuhalten. — Anders beim Falsett. Hier gebrauchen wir viel Luft, aber nicht von dem hohen Druck; denn sie fliesst wegen des geringen Widerstandes der hochgradig verdünnten Stimmbänder so rasch ab, dass sie erstens nicht stark gespannt, zweitens auch nicht lange zurückgehalten werden kann. Fisteltöne vermögen wir daher caeteris paribus nicht so lange auszuhalten, wie Brusttöne, sie aber andererseits auch bei minimalem Luftdruck zu erzeugen. Auch hierüber verdanken wir Garcia

---

1 Ausgedehnte analytische Untersuchungen, welche ein und denselben Ton, das eine Mal mit Fistel-, das andere Mal mit Brustmechanismus erzeugt, in seine einzelnen Obertöne zerlegen, sind meines Wissens bis jetzt noch nicht angestellt. Eigene Versuche, die ich hierüber gemacht, sind vorläufig noch nicht abgeschlossen.

direkte Beobachtungen. Er liess einen Sänger möglichst tief einathmen und ihn dann ein und denselben Ton einmal mit Bruststimme, das zweite Mal wiederum nach möglichst tiefer Einathmung mit Fistelstimme so lange singen, als es ihm eben möglich war. Im ersten Falle machte ein Metronom 24—26 Schwingungen, im zweiten nur 18.[1]

Dabei ist, wie Merkel mit Recht hervorhebt, zu beachten die Höhe des Tones. Hohe Fisteltöne kann man wegen der wenn auch nicht relativ, so doch absolut sehr engen Stimmritze ungemein lange aushalten, tiefe aber natürlich nicht. Nach demselben Forscher kann man auch die von mir oben besprochenen Unterschiede der bei beiden Registern verbrauchten Luftmenge erkennen an den Bewegungen einer Flaumenfeder. Sie wird bei der Fistelstimme in Folge der grösseren Menge Luft, die sich mit grosser Geschwindigkeit fortbewegt, stärker abgelenkt als bei der Bruststimme.

Es darf nun aber nicht übersehen werden, dass alle diese Sätze nur unter der Bedingung gelten, unter welcher nach unserer Auseinandersetzung die Fistelstimme erzeugt wurde, nämlich bei einer mässig offen stehenden Stimmritze. Nun kann aber durch Uebung hierin ungemein viel erreicht und der oben geschilderte Mechanismus in höchstem Grade modificirt werden.

Leute, welche viel in Fistelregistern singen, die es so handhaben, dass es ihnen nicht mehr Anstrengung macht als das Brustregister, eignen sich durch Uebung auch eine Menge von Bewegungen an, welche einzelne jener ausgesprochenen Gesetze umzustossen scheinen. So wird namentlich das schnelle Entweichen der Luft dadurch verhindert, dass man die Stimmritze auch bei Fisteltönen bedeutend verengt. Hierdurch ändert sich natürlich der Klang und die Stärke der Stimme bedeutend, sie wird aus oben angeführten Gründen zunächst klangreicher und voller, ihre Töne können wegen des erschwerten Luftabflusses auch länger ausgehalten und mit mehr Kraft producirt werden.

Merkel[2] behauptet demnach mit Recht, dass eine wesentliche Uebung und Arbeit des Sängers darin bestehen müsse, den Unterschied jener beiden Register möglichst zu verwischen. Guten Sängerinnen gelingt dies leichter, als Sängern, wie denn überhaupt wegen der Kleinheit der weiblichen Stimmbänder die Falsettstimme des Weibes, sowohl was die Höhe wie Klangfarbe anlangt, sich nicht so scharf von der Bruststimme unterscheidet. Aehnliches gilt von der Stimme der Kinder.

Betreffend das Gefühl der Muskelanstrengung und Anspannung, welches wir bei der Fistelstimme gewöhnlich empfinden, sei nebenbei erwähnt, dass wir dergleichen Gefühle dann haben, wenn wir entweder gewisse zusammengehörige grössere Muskelgruppen stark anstrengen, oder noch mehr, wenn wir nur einzelne Muskeln oder Theile derselben in hervorragende Action versetzen und benachbarte, gewöhnlich gleichzeitig mitarbeitende Muskeln von der Bewegung ausschliessen. Wir haben dann das Gefühl starker Anstrengung in den thätigen Muskeln. Auch treten hierbei leicht Mitbewegungen auf, die sich auch bei der Fistel-

1 Gaz. méd. d. Paris IX. p. 270. 1841.
2 Merkel, Anthropophonik S. 621.

stimme bemerklich machen. Die starke Spannung der Muskulatur des Gaumens, des Zäpfchens, der Epiglottis, ja die nicht seltene Verzerrung des Gesichtes gehören hierher. Es sind dies alles Bewegungen, welche für das Zustandekommen dieses Registers nicht wesentlich sind, zum Theil sich auch abgewöhnen lassen, aber uns insofern interessiren, als gerade für die Erzeugung der Fistelstimme eine hochgradige Thätigkeit der Spanner (Crico-thyr., Constrictores etc.), dagegen eine geringfügige der sonst gleichzeitig thätigen Mm. thyreo-aryt. und crico-aryt. lat. etc. nöthig war.

### 3) Geschichtliches über die Theorie der Fistelstimme.

Aus der grossen Fülle von Untersuchungen, welche durch viele Jahrzehnte über die Entstehung der Fistelstimme angestellt wurden, seien nur folgende kurz hervorgehoben.

Dodart lässt die Fistelstimme bei ungemein verengter Glottis und geringem Luftstrom entstehen und die Lufterschütterung sich direct in den Nasenraum fortsetzen. Demzufolge resonire derselbe und die Luft entweiche durch die Nase. Es sind also für ihn im Wesentlichen veränderte Resonanzbedingungen die Ursachen dieses Registers. Aehnliches behauptet Cagniard-Latour, welcher die Schwäche der Falsetttöne von dem Alleinschwingen der Stimmbänder ohne gleichzeitige Resonanz der Morgagnischen Ventrikel ableitet.

Andere lassen die Fistelstimme gar nicht im Kehlkopfe, sondern oberhalb desselben, noch andere wieder durch einen besonderen Schwingungsmechanismus der im Kehlkopfe eingeschlossenen Luftmassen entstehen; wie folgende Beispiele lehren.

Geoffroi-St.-Hilaire[1], welcher die Bruststimme durch Schwingungen der wahren Stimmbänder entstehen lässt, glaubt, dass bei der Fistelstimme die unteren Stimmbänder ihrer ganzen Länge nach auseinanderstünden und der durch ihre Spalte tretende Luftstrom an die falschen Stimmbänder anstosse und sich breche, wie an der Lippe einer gewöhnlichen Pfeife.

Savart[2] hält es nicht für unwahrscheinlich, dass während bei der Bruststimme — wie oben ausgeführt — die Luft in dem Windrohre und den Morgagnischen Ventrikeln oscillire nach Art der Jägerpfeifen, hier möglicherweise blos die in den Ventrikeln eingeschlossene zum Tönen gebracht, die Ventrikel gewissermassen, wie ein hohler Schlüssel angeblasen würden.

Masson[3] und mit ihm (wenigstens in der ersten Auflage seines Buches) Longet vergleichen die Fisteltöne den harmonischen Obertönen der Pfeifen. Gleich wie man bei einer Pfeife je nach der Art des Anblasens, entweder durch sehr starkes oder sehr schwaches Anblasen, den ersten oder zweiten Oberton erhalten kann, so sei auch die ganze Configuration des Kehlkopfes bei Fisteltönen nicht anders als bei den Brusttönen; für gewisse Töne sei der Kehlkopf bestimmt eingestellt; blase man ihn alsdann schwach an, dann ertöne nicht der Grundton, sondern ein harmo-

1 Geoffroi-St.-Hilaire, Philosophie anatomique II. 1818.
2 Savart, Ann. d. chim. et phys. 2. sér. XXX. p. 65. 1825.
3 Masson, Ann. d. chim. et phys. 3. sér. XL. p. 333. 1854.

nischer Oberton, indem sich immer in der Gegend der falschen Stimmbänder ein Schwingungsbauch bildet. Diday und Petrequin[1] schliesslich erneuern im Wesentlichen die Ansicht von Geoffroi-St.-Hilaire: bei der Bruststimme sei der Kehlkopf eine Zungenpfeife, bei der Fistelstimme aber eine Lippenpfeife; er gleiche dann durchaus der Mündung einer Flöte.

Eine andere Reihe von Forschern lässt die Fistelstimme gar nicht im Kehlkopfe, sondern geradezu in benachbarten Theilen desselben entstehen. Es sind Mayer[2], Bennati[3] und Colombat[4], welche für das Zustandekommen hoher Töne — sei es dass man dieselben im Fistel- oder Brustregister singt — dem Kehlkopfe eine untergeordnete Stellung anweisen und hierfür die Muskeln des Zungenbeines, der Zunge und namentlich des weichen Gaumens heranziehen. Durch sie, ihre Contraction und Aneinanderlagerung allein (ohne Hülfe des Kehlkopfes) entstehen die höchsten, wesentlich durch sie die tiefen Fisteltöne oder die Fisteltöne überhaupt. Müller hob deshalb in seinen Untersuchungen, um das Falsche jener Ansicht zu beweisen, hervor, dass man bei höheren Brust- oder Falsetttönen das Gaumensegel mit den Fingern berühren könnte, ohne den Ton zu verändern.

Segond[5] schliesslich hält sich auf Grund von Versuchen, die er an Katzen angestellt hat, für berechtigt, die Fistelstimme durch die oberen, falschen, die Bruststimme aber durch die unteren, wahren Stimmbänder entstehen zu lassen. Denn auch, wenn man einer Katze die unteren Stimmbänder durchschnitte, so könne sie doch — nach einiger Zeit — wieder miauen, niemals aber, wenn man die oberen Stimmbänder durchschnitten habe. Die Richtigkeit dieser Behauptung steht aber auf sehr schwachen Füssen, sie widerspricht vielmehr durchaus den Versuchen von Longet und anderen Physiologen.

Nach all diesen Hypothesen, die zum grossen Theil auf falschen Grundlagen beruhten und sich nicht direct an Experimente anlehnten, ist es erfreulich zu sehen, dass auf Grund des Versuches Lehfeldt auf die wahre Ursache der Fistelstimme kam. In seiner Dissertation „de vocis formatione“, Berlin 1835, begründete er die Ansicht, dass dieselbe immer dann gebildet werde, wenn blos die Ränder der Stimmbänder oscillirten und den Luftstrom unterbrächen. Dieselbe Ansicht wurde dann auch von Joh. Müller des Näheren begründet und durch zahlreiche Experimente am ausgeschnittenen Kehlkopfe erhärtet.

Der Hauptsache nach richtige Ansichten lehrte Liskovius[6], welcher die Resonanzverhältnisse der Wahrheit gemäss schildert, ferner den Stimmbändern bei der Bruststimme einen minderscharfen Rand zuertheilt, als bei der Fistelstimme, weil sie bei dieser wegen ihrer Spannung dünner seien, schliesslich sogar behauptet, dass die Stimmritze bei der Brust-

1 Diday et Pétrequin, Gaz. méd. 1844. p. 135.
2 Mayer, Meckel's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1826. S. 216.
3 Bennati, Du mécanisme de la voix humaine pendant le chant, lu à l'Académie des sciences de Paris, janvier 1830.
4 Colombat, Traité des maladies et de l'hygiène de la voix. Paris 1838.
5 Segond, Arch. gén. d. méd. 1848 u. 49.
6 Liskovius, Physiologie der menschlichen Stimme. Leipzig 1846.

stimme weiter und kürzer, bei der Fistelstimme (Halsstimme) schmaler und länger sei. Das Aufsteigen in der Fistelstimme geschehe lediglich durch Längsspannung, das in der Bruststimme durch Dämpfung d. h. durch Verkürzung der schwingenden Partieen und stärkeres Aneinanderpressen der Giessbeckenknorpel.

Freilich hatte bisher am Lebenden noch Niemand die Bildung von Fisteltönen beobachten können, und es war wiederum GARCIA, der uns die genaueste Schilderung dieses Vorganges und seines Mechanismus gleich in seiner ersten Arbeit über die menschliche Stimme gab. „Wenn bei der für die Erzeugung der Stimme nöthigen Stellung der Stimmbänder die äusseren Fasern des M. crico-aryt. lateralis unthätig bleiben, so entsteht das Falsett. Die Lippen der Glottis, gestreckt durch das horizontale Bündel des Thyreo-aryt.-Muskels, kommen nur mit ihren Rändern in Berührung und bieten der Luft geringen Widerstand. Dadurch entsteht der grosse Verlust an diesem Hauptagens und die allgemeine Schwäche der so gebildeten Töne, die im übrigen wie bei der Bruststimme nicht etwa durch die Schwingungen der Bänder, sondern durch die successiven Explosionen der Luft, die sich bei ihrer Schwingung vollziehen, gebildet werden."

Von anderen Theorieen erwähnenswerth, weil sie die Wahrheit ganz oder fast ganz treffen, sind noch die von BATTAILLE[1], der ebenfalls den Vorgang durchaus correct beschreibt und mit Recht auf die Dünnheit der Stimmbänder Gewicht legt und die originelle von GOTTFRIED WEBER[2], der die Fisteltöne mit den Flageolettönen der Saiten verglich und die Existenz von Schwingungsknoten resp. Linien annahm, die aber quer verlaufen und die Stimmbänder von vorn nach hinten in schwingende Abtheilungen trennen sollten.

Nach den neueren Untersuchungen von OERTEL existiren bei der Fistelstimme in der That Schwingungsknoten beziehungsweise Linien; sie verlaufen aber senkrecht zu den von WEBER vermutheten.

## 2. *Die anderen Register der menschlichen Stimme.*

a) Eine Reihe Forscher halten es für nöthig, neben diesen beiden charakteristischen Registern noch andere zu unterscheiden. Da ist es zunächst die Voix mixte der Franzosen, welche von FOURNIÉ am genauesten beschrieben und von MERKEL und ROSSBACH Kopfstimme[3] oder besser Zwischenstimme genannt wird.

Sie soll das Mittel- und Verbindungsglied zwischen Brust- und Fisteltönen darstellen und wird deshalb von den Einen zur Brust-, von Anderen zur Fistelstimme gerechnet und nicht als besonderes Register anerkannt.[4]

1 BATAILLE, Gaz. hebd. No. 20 u. 24. Paris 1861.

2 GOTTFRIED WEBER, Caecilia I. p. 80.

3 Hier wird dies Wort in specif. Bedeutung angewendet, während im gewöhnlichen Leben und von der Mehrzahl der Schriftsteller Kopfstimme mit Fistelstimme identificirt wird. GARCIA, BATAILLE und namentlich auch Frau SEILER in ihrer vorzüglichen Schrift (Altes und Neues über die Ausbildung des Gesangorgans etc.) verstehen unter Kopfstimme die höchsten Töne der Fistelstimme oder der über die Fistelstimme hinausreichenden.

4 Es ist nicht unwahrscheinlich, dass bei diesem Register durch abgemessene Thätigkeit des Crico-thyreoideus und der inneren Fasern des M. vocalis die ela-

Nach Fournié's[1] Untersuchungen kommt die Voix mixte auf folgende Weise zu Stande: Wenn ein Sänger im Brustregister immer höher und höher zu singen sich bemüht, so gelangt er an einen Punkt, an welchem mittelst des bei der Bruststimme üblichen Mechanismus nichts mehr erreicht wird; er wählt einen andern Mechanismus, den der Voix mixte, d. h. er treibt die Töne wesentlich in die Höhe durch Anspannen der Stimmbänder ihrer Länge nach (Contraction d. M. crico-thyreoid.), während der Stimmmuskel (M. vocalis) wenig Widerstand leistet. Da nach den Untersuchungen von Rossbach hierbei zugleich die Epiglottis gehoben ist, übersieht man die Stimmbänder ihrer ganzen Länge nach. Sie entfernen sich nach Fournié ein wenig in ihren hinteren Partieen, nach Rossbach hingegen bilden sie einen so feinen Spalt, dass man ihn nur mit Mühe erkennt. Zugleich wird das Zungenbein sammt dem Kehlkopfe nach vorn und ein wenig nach oben gezogen und man verspürt die heftige Anstrengung in der ganzen Muskulatur des Halses.

Die auf diese Weise erzeugten Töne sollen namentlich bei Tenoristen, denen sie vorzugsweise zukommen (Merkel), ungemein angenehm, geradezu „einschmeichelnd" sein, weil sie am schönsten Kraft und Milde paaren. Sie beginnen mit den höchsten Brustklängen und reichen in manchen Fällen 5 Noten und bei hinreichender Einschulung gewiss noch weiter in das Fistelregister hinein (Rossbach).

Nach Garcia[2], dem wir wohl in dieser Beziehung das competenteste Urtheil zutrauen müssen, umfasst die Voix mixte indess weiter Nichts als die mit dunklem Klanggepräge erzeugten hohen Brusttöne. Dafür spricht auch der relativ tiefe Stand des Kehlkopfes bei der Erzeugung dieser hohen Töne (s. S. 106).

b) Das Kehlbassregister, von Merkel angenommen, beginnt bei den tiefsten „klingenden" Brusttönen und lässt sich von hier aus mit abnehmender Klangfülle etwa 3—4 Stufen vertiefen. Nur bei guter Disposition des Kehlkopfes soll es gut ansprechen und dann im Gesange, wenigstens im Chor, erlaubt sein.

Ausserdem unterscheidet es sich durch den im Verhältniss zur Tonhöhe hohen Stand des Kehlkopfes und durch Offenbleiben der Knorpelglottis (Rossbach). Es verlangt demgemäss viel Luft und eine kräftige Anstrengung der Exspirationsmuskeln, sowie derjenigen des Halses. Seine Töne sind in Folge dessen von einem hauchenden Geräusch begleitet, welches jedoch noch intensiver auftritt bei dem

c) Strohbassregister, in welches das vorhergenannte übergeht. Es umfasst die tiefsten Töne, welche von einer menschlichen Stimme erzeugt werden können. Nach Merkel hat dabei der Kehlkopf eine mittlere Stellung, die ihn umgebende Muskulatur ist wenig gespannt und was charakteristisch, der Kehlkopf wird durch die gleichzeitige Action des Sterno- und Hyo-thyreoideus nach hinten übergekippt und in dieser Stellung erhalten. Auf diese Weise werden die Stimmbänder im Ganzen in

---

stischen Chordae vocales gewissermassen auf einer festen Unterlage aufsitzen und allein schwingen, ohne dass der Stimmmuskel Antheil an den Oscillationen nimmt. (Siehe Michael, Berliner klin. Wochenschr. 1876. S. 534.)

1 Fournié, Physiologie de la voix et de la parole p. 464. Paris 1866.

2 École du chant par Manuel Garcia fils. Mayence. p. XIX.

hohem Masse erschlafft und verkürzt, ausserdem noch dadurch tiefer gestimmt, dass auch der Stimmmuskel sich nicht contrahiren soll (Merkel, Rossbach), der Kehldeckel liegt nach hinten und versperrt den Einblick mit dem Spiegel (Rossbach). Die Stimmbänder sollen einander bedeutend genähert sein und die Stimmritze um so enger werden, je tiefer der Ton sinkt (Merkel). Die demgemäss verbrauchte Luftmenge ist unbedeutend, man kann einen Strohbasston sehr lange aushalten. Die Töne dieses Registers haben etwas Knarrendes und tragen mehr den Charakter eines Geräusches, als eines Klanges an sich.

Zur besseren Uebersicht der genannten Register lasse ich nach Rossbach die Tonleiter eines Mannes mit ideal grossem Stimmumfange folgen, in welcher die einem jeden Register angehörenden Noten bezeichnet sind.

Strohbass Bruststimme

E, F, G, A, H, C D E F G A H c d e f g a h $c^1 d^1 e^1 f^1 g^1 a^1 h^1 c^2 d^2 e^2$

Kehlbass Kopfstimme

Fistelstimme

Für die Stimmregister des Weibes gilt nach demselben Autor folgende Zusammenstellung:

d e f g a h $c^1 d^1 e^1 f^1 g^1 a^1 h^1 c^2 d^2 e^2 f^1 g^2 a^2 h^2 c^3 d^3 e^3$

Bruststimme

Fistelstimme

Wie man sieht, gehört eine Reihe von Tönen mehreren Registern an. Namentlich ist es uns möglich, mehrere Töne sowohl mittelst Bruststimme, als auch mittelst Fistelstimme zu erzeugen. Frau Seiler[1] macht mit Recht darauf aufmerksam, dass für denselben Ton die Länge der Stimmbänder stets bedeutender ist, wenn er in der Fistel, geringer, wenn er mit Bruststimme gesungen wird.

### 3. *Das sogenannte helle und dunkle Timbre der menschlichen Stimme.*

Wir nennen irgend einen Klang gewöhnlich dann dunkel, wenn er sich in seiner Farbe dem Vocal u nähert. Dieser aber wird, wie wir später sehen werden, wesentlich dadurch gebildet, dass in ihm die hohen Obertöne ausgelöscht und nur die tieferen, beziehungsweise ein tiefer sich dem Ohre bemerkbar macht. Auch das dunkle Timbre der Stimme beruht auf diesem Umstande.

Dasselbe wird, wie Merkel[2] richtig bemerkt, am besten und leichtesten bei Tiefstand des Kehlkopfes und leicht vorn übergebeugtem Kopfe gebildet. Hierbei aber ändern sich die Resonanzapparate unserer Stimme folgendermassen. Das Ansatzrohr ist verhältnissmässig lang, und was von viel grösserer Bedeutung, seine Wände

1 E. Seiler, Altes und Neues über die Ausbildung des Gesangorganes. Leipzig 1861.

2 Merkel, Anthropophonik S. 611.

sind so gut wie gar nicht gespannt. Dasselbe gilt von der Luftröhre, welche durch den tiefen Stand des Kehlkopfes an und für sich erschlafft ist und ausserdem von der äusseren, ebenfalls schlaffen Haut bedeckt und beschwert wird. Es sind dies — wie bekannt — lauter Bedingungen, welche das Zustandekommen hoher Obertöne vernichten, selbst wenn der ursprünglich erzeugte Stimmklang reich daran wäre.

Diese Unterdrückung der hohen Obertöne fällt um so vollständiger aus, je weniger die schwingenden Lufttheilchen aus den Räumen mit schlaffen Wandungen entweichen können, je mehr sie in denselben zurückgehalten werden. Und auch dieser Umstand findet bei der Bildung der dunklen Stimme seine Verwendung; denn die Mundhöhle ist, wenn auch nicht geschlossen, so doch nie sehr weit geöffnet, zudem der Anfangstheil des Ansatzrohres durch die nach hinten gezogene Zunge, deren Rücken gehoben ist, eingeengt. Der Ton wird, wie sich die Laien vielfach ausdrücken, im Kehlkopfe zurückgehalten. Bei der laryngoskopischen Untersuchung sieht man nach Merkel [1] weiter nichts, als das Zungenhintertheil und die Capitula Santorini, bis zu welchen der Zungenrücken ragt. Die Epiglottis wird vollständig von der Zunge verdeckt; das Gaumensegel steht hoch und sperrt den Mund vom Nasenraume ab.

Schliesslich ist es mir nicht zweifelhaft, dass auch, abgesehen von den Einflüssen der Resonanz, die Schwingung der Stimmbänder von Haus aus eine bestimmte, eigenartige ist und zur Erzeugung der dunklen Klangfarbe wesentlich beiträgt. Wie oben (S. 31) gezeigt, können membranöse Zungen schwingen, ohne je bis zu ihrer Gleichgewichtslage zurückzukehren (s. Fig. 22) oder überhaupt den Luftstrom vollständig zu unterbrechen. Der hierbei erzeugte Ton ist in der Regel dumpf. Etwas Aehnliches findet nun sicher bei der Erzeugung der dunkeln Stimme statt. Die Proc. vocales sind offenbar nicht so fest aneinandergedrängt wie bei der hellen, daher man auch mit hellem Timbre mehr Töne in einem Athem zu erzeugen vermag, als mit dunklem.

II. Die helle Stimme [2], deren Klang an die Vocale A oder E erinnert, verdankt gerade den entgegengesetzten Ursachen ihre Entstehung. Der Kehlkopf steht hoch und tritt mehr hervor, das Windrohr ist gespannt, die Haut straff über dasselbe angezogen, nicht selten durch eine geringe Rückwärtsbewegung des Kopfes, der Mund

1 Merkel, Die Functionen des menschl. Schlund- u. Kehlkopfes. Leipzig 1862.
2 Voce bianca haben nach Bezeichnung der alten italienischen Gesanglehrer die Violine, Clarinette, Oboe.

geöffnet und die Zunge mit ihren hinteren Partieen etwas niedergedrückt, so dass sie den Schall frei und leicht in die Mundhöhle treten lässt.

Im Kehlkopfspiegel sieht man beim Singen mit heller Stimme fast nur den Rand der Epiglottis und mit Leichtigkeit einen grösseren Theil der Stimmbänder, weil auch die Epiglottis halb aufgerichtet ist und der Stimme einen freieren Ausgang verschafft.

Der Schwingungsmechanismus der Stimmbänder ist anders als beim dunklen Timbre. Hier sind die Processus vocales fester aneinandergepresst; die freien Ränder der Stimmbänder gehen haarscharf aneinander vorbei oder schlagen wahrscheinlich nicht selten aneinander an. Der Klang wird hierdurch gerade wie bei einer membranösen, aufschlagenden Zunge schärfer und, wie GARCIA sich ausdrückt, bei Uebertreibung dieser Singweise schreiend und kläffend (criard et glapissant).

### *4. Die Sprech- und Singstimme.*

Es ist vielfach die Behauptung aufgestellt worden, dass die Stimme, deren wir uns gewöhnlich in der Sprache bedienen, die Sprechstimme, etwas durchaus anderes sei und auf andere Mechanismen zurückgeführt werden müsse, als die Stimme im Gesang, die Singstimme. Auch HELMHOLTZ[1] und DONDERS[2] sprechen die Vermuthung aus, dass die Stimmbänder bei der Sprechstimme als gegenschlagende Zungen gestellt sind, während sie beim Gesange durchschlagende seien. Denn der schärfere Klang, namentlich der offenen Vocale, im Sprechton, sowie der stärkere Druck, den wir dabei im Kehlkopf fühlen, deuten darauf hin, während auf der anderen Seite die ungemeine Weichheit mancher Singstimme nur durchschlagenden Zungen zukommt. Meiner Meinung nach darf man jedoch diese Behauptung nicht verallgemeinern. Ich glaube sicher, dass sowohl in der Sing- als auch in der Sprechstimme beide Mechanismen gleich häufig vorkommen und dass ausserdem unendlich viel individuelle Schwankungen sich bemerklich machen.

LISKOVIUS, ein um die Theorie der Stimme hochverdienter Forscher, äussert sich hierüber etwa wie folgt: Der Behauptung, dass die Sprechstimme eine andere sei als die Singstimme, liegt wesentlich der Umstand zu Grunde, dass im Sprechen die Töne und Intervalle nicht so deutlich hervortreten, wie im Singen. Das ist aber nicht zweierlei Stimme, sondern nur zweierlei Art, die Stimme zu gebrauchen. Der Unterschied ist eben der, dass man im Singen die Töne festhält und die Intervalle überschreitet,

1 HELMHOLTZ, Die Lehre von den Tonempfindungen. Braunschweig 1876.
2 DONDERS, Over de tongwerktuigen van het stem- en spraakorgaan.

im Sprechen aber auf keinem Tone verweilt und die Intervalle nicht überschreitet, sondern durch sie hindurchgeht oder vielmehr hindurchschwebt.

Je bestimmter im Singen die Töne gehalten werden, desto besser ist es für den Gesang. Je weniger dagegen die Töne festgehalten und die Intervalle überschritten werden, desto besser für die Sprache. Widrigenfalls entsteht jenes widerliche Sprechen, welches man das singende nennt. Den Uebergang vom Sprechen zum Singen macht das Recitativ, zumal das Recitativo portante. Die Allmäligkeit des Ueberganges ist für Liskovius zugleich ein Beweis, dass es nur ein und dieselbe Stimme ist, die spricht und die singt.

Zu dieser durchaus zutreffenden Schilderung, welche freilich über den Schwingungsmodus der Stimmbänder im Gesange und in der Sprache nichts aussagt, lässt sich auch heut zu Tage kaum noch etwas Wesentliches hinzufügen. Ueber die Art des Schwingens würde — nebenbei bemerkt — die Beobachtung der Stimmbänder im intermittirenden Licht vielleicht am ehesten Aufschluss geben, da, wie ich oben gezeigt, gegenschlagende Zungen einen anderen Schwingungsmodus haben, als durchschlagende. Ich habe bis jetzt noch nicht Gelegenheit gehabt, eine derartige Untersuchung anzustellen.

## II. Die Höhe der menschlichen Stimme.

### I. An verschiedenen Individuen.

Wie der Klang der menschlichen Stimme, so ist auch ihre Höhe oder Tiefe, in welcher sie gewöhnlich für die Sprache verwendet wird oder im Gesange verwendet werden kann, bei den einzelnen Personen je nach der Grösse und Beschaffenheit des Kehlkopfes und der Stimmbänder ungemein verschieden und durch Uebung nur innerhalb bestimmter Grenzen zu erweitern. Die höchsten Töne erzeugt mit seinen kleinen Stimmbändern das Kind, die tiefsten mit seinen grossen der Mann, mittlere Töne kommen beiden erwachsenen Geschlechtern zu, die höheren natürlich dem weiblichen. Die tiefste Stimmlage der Männer bezeichnen wir bekanntlich mit Bass, eine höhere mit Baryton, die höchste mit Tenor; die tieferen Stimmen des Weibes, beziehungsweise Knaben mit Alt, die höheren mit Sopran.

Ich lasse hier nach der Compositionslehre von Marx den Umfang der verschiedenen menschlichen Stimmlagen folgen, wobei zu bemerken, dass die in [ ] stehenden Noten die Mitte jeder Stimmlage begrenzen, in der sie sich am kräftigsten entfaltet, während die in ( ) für gewöhnlich keinen guten Klang mehr haben.[1]

1 Zamminer, Die Musik und die musikalischen Instrumente. Giessen 1855.

Sopran: ($c^1$) $d^1$ $e^1$ $f^1$ [$g^1$ $a^1$ $h^1$ $c^2$ $d^2$] $e^2$ $f^2$ $g^2$ ($a^2$ $b^2$)
Alt: (g) a h $c^1$ [$d^1$ $e^1$ $f^1$ $g^1$ $a^1$ $h^1$] $c^2$ ($d^2$)
Tenor: (c d) e f g [a h $c^1$ $d^1$ $e^1$] $f^1$ $g^1$ $a^1$ ($h^1$)
Bass: (F) G A H c [d e f g a h] $c^1$ $d^1$ ($e^1$).

In übersichtlicher, wenn auch nicht ganz mit dem Vorstehenden übereinstimmender Weise giebt JOH. MÜLLER die Breiten der einzelnen Stimmen an:

Sopran: g a h $c^1$ … $h^2$ (Alt: g … $c^2$ … $e^2$ f²)

E F G A H c d e f g a h $c^1$ $d^1$ $e^1$ $f^1$ $g^1$ $a^1$ $h^1$ $c^2$ $d^2$ $e^2$ $f^2$ $g^2$ $a^2$ $h^2$ $c^3$

(Bass: E … $f^1$; Tenor: c … $a^1$)

Ausnahmsweise wurde vom Basse das Contra F (42 Schwingungen) und vom Discant das $a^3$ (1708 Schwingungen) erreicht. Eine gute Singstimme umfasst etwa 2 Octaven.

Dieses Stimmumfanges erfreut sich aber nur der erwachsene, in der Vollkraft seiner Jahre stehende Mensch. In höherem Alter verliert die Stimme nicht blos an Kraft und Wohlklang, sondern auch an Umfang. Die Verknöcherung der Kehlkopfknorpel, welche beim Manne schon in den zwanziger bis dreissiger Jahren beginnt, beim Weibe entweder gar nicht oder viel später eintritt, sowie der geringe Turgor des Gewebes und der Schwund der Muskeln (auch derjenigen des Kehlkopfes) ist die offenbare Ursache jener Veränderung. Nach ROSSBACH erhöht sich im Allgemeinen die Stimme der bejahrten Männer, es vertieft sich dagegen die der bejahrten Weiber, was vielleicht mit der verschiedenen Art des Verknöcherungsprocesses in Verbindung zu bringen ist. — Auch die frühe Jugend verfügt nicht über so reiche Stimmmittel.

Das Nähere hierüber lehren ausgedehnte Untersuchungen von VIERORDT[1], die an einer grossen Anzahl von Schulkindern angestellt wurden. Es ergab sich, dass die Bruststimme der Knaben vom 8. bis 14. Jahr durchschnittlich 7,5 bis 9,2 musikalisch verwerthbare Töne umfasst. Den Knaben sämmtlicher Altersklassen sind $5^1/_2$ Töne von c′ bis gis′ gemeinschaftlich. Der tiefste Brustton der Knaben ist gis, der höchste d″ bis dis″.

Der durchschnittliche Stimmumfang bei Mädchen (Brust- und Fisteltöne) beträgt im 6. Jahr 9 Töne, 7. Jahr 10, 8. bis 10. Jahr 13, 11. Jahr 14, 12. und 13. Jahr sogar 16 ganze Töne. Gemeinsam sind den Mädchen aller dieser Jahresklasse die 6 Töne von e′ bis c″. Die Mädchenstimme gewinnt vom 6. bis 13. Jahr nach unten 4, nach oben 2 Töne. Ausnahmsweise wird unten e, oben c‴ selbst d‴ erreicht.

Von weiterem Interesse ist dann die Zeit der herannahenden Mann-

1 K. VIERORDT, Grundriss der Physiologie des Menschen S. 617. Tübingen 1877.

barkeit, die Zeit des Stimmbruches. Darunter verstehen wir bekanntlich die mit dem raschen Wachsthum des männlichen, weniger des weiblichen Kehlkopfes Hand in Hand gehende Aenderung in dem Klange und namentlich in der Höhe des Stimmtones. Beim männlichen Geschlecht sinkt die mittlere Stimmlage um etwa eine Octave, beim weiblichen um zwei Stufen.

Gewöhnlich vollzieht sich der Wechsel ziemlich rasch. Die Stimme ist in dieser Zeit rauh, wird nicht in gewohnter Weise von ihrem Besitzer beherrscht und schnappt leicht über, indem ein hoher, quietschender Ton producirt wird, wenn der Betreffende einen tiefen Ton angeben will.

Fournié[1] hat diesen physiologischen Vorgang an einer Menge heranreifender Knaben und Mädchen laryngoskopisch studirt. Die erste Thatsache, welche hierbei beobachtet wird, ist eine erhöhte „Vitalität" in dem Kehlkopf und seiner Umgebung. Die Stimmbänder sind wie bei einem heftigen Katarrh geröthet, die Blutzufuhr selbstverständlich für jene rasch wachsenden Organe bedeutend vermehrt. Hierdurch erklärt sich die Rauhigkeit und Heiserkeit der Stimme, welche es passend erscheinen lässt, den Kehlkopf — wie es auch verständige Gesanglehrer thun — in jener Zeit zu schonen.

Je nach der Schnelligkeit, mit welcher sich dann der eine oder andere Knorpel oder die zugehörigen Muskeln entwickeln, sollen die verschiedensten laryngoskopischen Bilder entstehen, über deren Deutung die Acten jedoch noch lange nicht geschlossen sein dürften.

## II. Die verschiedene Höhe der menschlichen Stimme an einem Individuum. (Gesang.)

Von vornherein ist für die Erhöhung oder Vertiefung der Stimme die Wirkung des Ansatzrohres ausgeschlossen; denn es ist die Mundhöhle ein zu kurzer und meist zu weit geöffneter Hohlraum, dessen Luftmasse keinen wesentlichen Einfluss auf die Tonhöhe haben kann; zudem sind ihre Wände zu nachgiebig, als dass in ihnen Luftschwingungen zu Stande kommen könnten, stark genug, um den Stimmbändern eine Schwingungsperiode aufzudrängen, die nicht der von ihrer eigenen Elasticität geforderten sich anpasst. (Helmholtz.)

Dasselbe was vom Ansatzrohr, gilt im Wesentlichen auch vom Windrohr. Wie unsere Versuche gezeigt, vermag in der That eine Verlängerung der Luftröhre die Tonhöhe des Kehlkopfklanges unter Umständen zu beeinflussen; die Grenzen aber, in denen factisch in der Sprache oder im Gesange jene Längenveränderung der Luftröhre sich bewegt, ist viel zu unbedeutend, um irgend welchen Einfluss auf die Höhe der Töne äussern zu können. Zudem ist die Luftröhre ebenfalls ein viel zu nachgiebiges und weiches Rohr. (Siehe S. 34.)

1 Fournié, Physiologie de la voix et de la parole p. 545.

Wir müssen also die Aenderungen der Tonhöhe lediglich in den Kehlkopf selbst, in die Stimmbänder verlegen und fragen, welche von denjenigen Mitteln, die den Ton einer Zungenpfeife erhöhen, beziehungsweise vertiefen, in unserem Kehlkopfe angewendet werden.

HARLESS [1] hatte auf Grund der W. WEBER'schen Angabe, dass ein contrahirter Muskel dehnbarer sei und eine geringere Elasticität besitze als ein nicht contrahirter, mit Froschmuskeln als tonerzeugenden Apparaten Versuche angestellt. Es wurde der Rectus abdominis eines Frosches quer über die Ausflussöffnung eines Gebläses gespannt und einmal im Zustand der Contraction, das andere Mal in dem der Erschlaffung, aber immer mit dem gleichen Gewicht gespannt, angeblasen. Obwohl die Resultate schwankend ausfielen, glaubt doch HARLESS, dass der Ton des contrahirten Muskels in Folge der Aenderung seiner inneren elastischen Eigenschaften gesetzmässig tiefer sein müsse und der Regel nach auch tiefer, etwa um eine Terz, gewesen sei.

Wunderbarer Weise war dabei auf die Verdickung des Muskels gar keine Rücksicht genommen und aus den Versuchen der Schluss gezogen, dass der Ton der ganzen Stimmbänder tiefer werden müsse, wenn die an ihren Enden wirkenden Zugkräfte nicht zu gross sind und der Stimmmuskel in Contraction geräth. Diese Vertiefung muss bedeutender ausfallen, wenn die Thätigkeit des Stimmmuskels zur Verkürzung des Stimmbandes führt und der Ton muss steigen, wenn das Band verkürzt bleibt, der Stimmmuskel aber aufhört, sich zu contrahiren.

Ohne uns bei diesen durchaus nicht zutreffenden Annahmen aufzuhalten, wenden wir uns zu dem, was man an dem Kehlkopfe und seiner Umgebung bei Erzeugung hoher und tiefer Töne direct sehen kann.

Da fällt zunächst die Thatsache auf, dass normaler Weise bei hohen Tönen der Kehlkopf in die Höhe steigt, bei tiefen sich aber senkt. Es entsteht natürlich die Frage, ob dieses Heben und Senken einfach eine Begleiterscheinung hoher und tiefer Töne ist, oder ob sie mit deren Erzeugung in ursächlichem Zusammenhange steht. Die Wahrscheinlichkeit spricht für letzteres.

Es ist nämlich in der That bei Hochstand des Kehlkopfes zunächst die Resonanz für hohe Töne eine günstigere, da hierbei sowohl das Windrohr, wie auch das Ansatzrohr stärker gespannte Wände besitzen, ersteres mehr durch passive, letzteres durch active Spannung. Ausserdem aber ist es — wie oben S. 43 ausgeführt — im höchsten Maasse wahrscheinlich, dass für gewöhnlich eine Hebung des Kehlkopfes mit einem Vornüberbeugen des Schildknorpels, also einer Spannung, eine Senkung aber mit der entgegengesetzten Bewegung, also einer Entspannung der Stimmbänder, Hand in Hand geht.

---

1 HARLESS, Wagner's Handwörterb. IV. S. 598.

Es vollzieht sich hierbei, wie ich glaube, ein ähnlicher Mechanismus, wie wir ihn bei vielen complicirten Muskelbewegungen wahrnehmen; die gröbere Einstellung irgend welcher beweglicher Organe wird durch grössere, die feinere durch kleine und geübte Muskeln vorgenommen; und so wie wir bei der genaueren Beobachtung eines Gegenstandes zunächst den Kopf in die passende Stellung bringen und erst die kleineren Correcturen durch die Augenmuskeln ausüben, so wird auch die grobe Einstellung des Kehlkopfes für hohe, bez. tiefe Töne durch die grossen äusseren Muskeln, die feinere aber durch das genau abgemessene Spiel der kleinen antagonistischen Kehlkopfmuskeln ermöglicht und in der That ausgeführt.

Ueber die Art nun, wie diese kleinen Kehlkopfmuskeln bei der Erzeugung von hohen und tiefen Tönen sich betheiligen, herrschen verschiedene, zum Theil einander widersprechende Ansichten. Aus all diesen Angaben und aus meinen eigenen Beobachtungen geht mit Sicherheit hervor, dass in der That mannigfache individuelle Verschiedenheiten vorkommen, die um so grösser sind, je mehr man es auf der einen Seite mit geschulten Sängern, auf der anderen mit Nichtsängern oder Natursängern zu thun hat und je verschiedener an Grösse und Gestalt von Haus aus die Kehlköpfe sind, welche man darauf hin untersucht.

Es stehen uns nämlich folgende durchaus verschiedene Mittel zur Veränderung in der Höhe unserer Stimme zu Gebote. 1) Die veränderte Längsspannung der Stimmbänder, herbeigeführt durch die verschiedene Thätigkeit der Spanner und ihrer Antagonisten. 2) Die Verkürzung der schwingenden Theile der Stimmbänder, dadurch erzeugt, dass sich von hinten her die Giessbeckenknorpel mit ihren inneren Flächen immer mehr und mehr aneinanderlegen und die schwingungsfähigen Partieen der Stimmbänder verkleinern, so wie der Violinspieler die Saite verkürzt, indem er seinen Finger immer näher dem Stege auf das Griffbrett aufsetzt. 3) Die Veränderung der Gestalt, vornehmlich die Zuschärfung, beziehungsweise Abstumpfung der schwingenden Ränder, erzeugt durch die verschiedene Thätigkeit gewisser Muskeltheile des Musculus vocalis. 4) Die damit häufig Hand in Hand gehende Verschmälerung oder Verbreiterung der schwingenden Ränder, 5) endlich der verschiedene Luftdruck, unter den die Brustmuskeln die Luft in dem Windrohr setzen.[1]

---

1 Als nebensächliche Begleiterscheinung bei der Erzeugung verschieden hoher Töne ist schliesslich der verschiedene Stand der Epiglottis zu erwähnen, welche bei hohen hoch steht, bei tiefen oft so tief nach hinten übergelegt ist, dass man im Kehlkopfspiegel die Stimmbänder gar nicht zu Gesicht bekommt.

Je nachdem nun ein Sänger vorzugsweise den einen oder den anderen Mechanismus für die Aenderung in der Höhe seiner Stimme verwendet, oder verschiedene, oder schliesslich mehr oder weniger Mechanismen zu gleicher Zeit in Anwendung bringt, gestaltet sich natürlich das äussere Bild des Kehlkopfes bei der Erzeugung hoher oder tiefer Töne verschieden. Als Beleg hierfür dienen folgende Beobachtungen.

Wenn MERKEL[1] (ein Bassist) von seinem phonischen Nullpunkt[2] (f), bei dessen Erzeugung seine Stimmbänder $6\frac{1}{2}$ Linie massen, mit Bruststimme abwärts bis F oder E ging, so wurde der Raum zwischen vorderer Insertion der Stimmbänder und den Stimmfortsätzen der Giessbeckenknorpel erheblich kürzer. Es betrug nach seinen Messungen die Stimmbänderlänge bei Erzeugung von F etwa 5''', sie war also, während die Schwingungszahl auf die Hälfte, nur um etwas mehr als ein Viertel heruntergegangen. Zugleich wurde hierbei die Epiglottis — aber nicht nothwendig — niedergezogen. Die Capitula Santorini blieben während dieses Vorganges unverrückt auf ihrer Stelle. Die Stimmfortsätze der Giessbeckenknorpel erhielten aber durch Relaxirung der Stimmbänder Neigung, sich etwas von einander zu entfernen, so dass die Glottis cartilaginea mehr und mehr sich öffnete, je tiefer der Ton wurde. Hierbei war sie am engsten zwischen den Spitzen der Stimmfortsätze, nach hinten zu am weitesten.

Stieg MERKEL umgekehrt von dem f aufwärts zum f', welches er noch ohne Anstrengung mit Brustmechanik erreichte, so konnte er eine Verlängerung der Stimmbänder bei gleichzeitigem, festem Schlusse der Glottis intercartilaginea beobachten. Diese Verlängerung betrug aber nur etwa 1''', die Stimmbänder MERKEL's waren hiernach lang:

| | |
|---|---|
| bei einem mittleren Ton | $6\frac{1}{2}'''$ |
| bei hohen Brusttönen | $7\frac{1}{2}'''$—$7\frac{3}{4}'''$ |
| bei tiefen Brusttönen | 5''' |

ROSSBACH hat an sich, wie er angiebt, durchaus ähnliche Resultate erhalten. Sein phonischer Nullpunkt liegt zwischen f und g und die Hebung und Senkung der Stimme beträgt im Brustregister nur eine Quint.

Andere, so zum Beispiel GARCIA, mit dessen Angaben die an mir selbst angestellten Beobachtungen am genauesten übereinstimmen, steigen wesentlich durch Verkürzung der Stimmbänder in die Höhe. Wie die Blätter einer Scheere, die geschlossen wird, sich immer mehr nähern und den zwischen ihnen liegenden Raum verkleinern, so zwicken gewissermassen bei mir die medialen Flächen der Giessbeckenknorpel immer mehr zusammen und verkürzen die schwingenden Partien der Stimmbänder; ich habe bei mir nie, sobald ich einen vollen und nicht heiseren Ton singe, die Glottis intercartilaginea in Form eines Dreiecks offen gesehen. Dasselbe behauptet auch GARCIA von sich, der den Vorgang des in die Höhe Steigens folgendermassen beschreibt. Sang er die Noten *c*, *d*, *e*, so

---

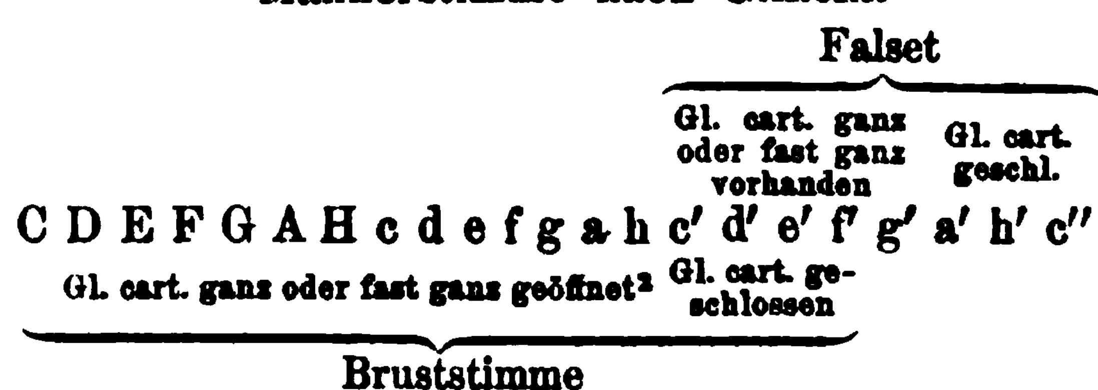
1 MERKEL, Die Functionen des menschlichen Schlund- und Kehlkopfes S. 88.

2 Hierunter versteht MERKEL denjenigen Stand des Kehlkopfes und diejenige Spannung der Stimmbänder, welche sich bei Angabe mittlerer Töne, wie etwa in der ruhigen Sprache, beobachten lässt.

erzitterten mit den Stimmbändern zugleich die vorderen Partieen der Giessbeckenknorpel. Mit dem Ansteigen des Tones jedoch traten die Stimmfortsätze unter einer allmählichen Annäherung von rückwärts her beginnend, der Länge der Glottis nach aneinander und etwa bei dem Tone c′ hatten sie sich vollständig aneinandergelegt. Aehnliches beschreibt auch Battaille [1] von sich und Frau Seiler von dem Kehlkopfe der Frauen. Nach ihren Untersuchungen werden die verschieden hohen Töne der Frauenstimme im Brustregister ebenfalls bis etwa zu c′ durch Verkürzung der Stimmbänder, der Rest von c′ bis g′ durch andere Mechanismen erzeugt.

Analoges gilt nun auch von den verschieden hohen Tönen des Fistelregisters. Der besseren Uebersicht halber stelle ich in folgenden Tabellen die vermittelst der beiden Mechanismen erzeugten Töne zusammen.

Männerstimme nach Garcia.




Frauenstimme nach Seiler.

Kopftöne

Falset

Gl. cart. ganz oder fast ganz geöffnet — Gl. cart. geschlossen

d e f g a h c′ d′ e′ f′ g′ a′ h′ c″ d″ e″ f″ g″ a″ h″ c‴ d‴ e‴

Gl. cart. ganz oder fast ganz geöffnet — Gl. cart. geschlossen

Bruststimme.

Das letzte Mittel endlich, dessen wir uns (abgesehen von dem verschieden hohen Luftdrucke) zur Erzeugung hoher oder tiefer Töne bedienen, ist die Gestaltsveränderung der Stimmbänder. Dass in der That die Stimmbänder, insonderheit ihre Ränder, bei höheren Tönen immer dünner und schärfer werden, lehren die Durchleuchtungsversuche von Störk (s. S. 97), sowie unter günstigen Bedingungen die directe laryngoskopische Beobachtung. Diese Formveränderung der Stimmbänder ist nun aber nicht blos eine passive, etwa durch vermehrte Spannung erzeugte, sondern sicherlich auch eine active durch Fasern des Musculus vocalis bedingte. Es wird nicht blos die Chorda vocalis mehr gedehnt, sondern die Masse des ganzen Stimmbandes mit den darin liegenden Muskeln, die ja stets mitschwingen, in ihrer Gestalt verändert. Man setzt sich gewissermassen ein neues Stimmband ein, welches wieder verschiedenen Spannungen oder Verkürzungen unterworfen werden kann. Dieses Einse[illegible]

1 Battaille, Gaz. hebd. No. 20. Paris 1868. Nouvelles recherches etc.

2 Dabei hat die Glottis intercartilaginea keineswegs die Form eines Dreiecks mit vorderer Spitze, sondern der Rand der Stimmbänder geht in ungefähr gerader Linie in die innere Fläche des Giessbeckenknorpels über.

eines anderen Stimmbandes wird meiner Meinung nach häufiger vorgenommen, als man gewöhnlich glaubt. Vornehmlich giebt es eine Reihe von Tönen, zu deren Bildung man weder die Stimmbänder — so weit man dies wenigstens nachweisen kann — stärker spannt, noch auch verkürzt. Hier vollzieht sich sicher eine mit dem Kehlkopfspiegel nicht nachweisbare Verdünnung oder Verschmälerung der freien, schwingenden Ränder durch die combinatorische Thätigkeit der Stimmbandspanner und gewisser, im Stimmband selbst gelegenen Muskelbündel. Man hat hierbei, wie ich glaube, vom physikalischen Standpunkt aus, vielfach den Fehler gemacht und die Stimmbänder immer nur als zwei dünne, elastische Stränge angesehen, deren Eigenton sich wesentlich durch Spannung ändert. Aber wie man bei den Lippen des Bläsers nicht blos die mehr oder weniger gespannte Lippenschleimhaut als tonerzeugendes Moment betrachtet, so ähnlich darf man auch nicht die Chorda vocalis als das allein Tönende, beziehungsweise die Tonhöhe Bestimmende ansehen. Das Stimmband, insoweit es die Stimme erzeugt, die Stimmlippe, ist nicht eine Saite, sondern ein keilförmiger Strang, dessen Tonhöhe bei gleicher Längsspannung sich auch ändert, wenn sein frei schwingender Rand entweder verdickt (beziehungsweise verdünnt) oder verbreitert (beziehungsweise verschmälert) wird. Dass Letzteres als tonveränderndes Mittel vorkommt, indem die falschen Stimmbänder den schwingenden Rand der wahren verschmälern und sich auf die seitlichen Partieen fest auflegen (Mandl, Störk) oder auch, wenn dieses nicht geschieht, aus anderen Gründen, der schwingende Rand der Stimmbänder verschmälert wird (Oertel), darin stimmen verschiedene Laryngoskopiker überein. Namentlich konnte sich Oertel vermittelst der oben beschriebenen Methode (s. S. 97) davon überzeugen, dass je höher die Töne der Fistelstimme, um so schmäler die frei schwingenden Ränder der Stimmbänder wurden.

Auf diesen verschiedenen Mechanismen, insonderheit auf demjenigen des Spannens und Verkürzens der Stimmbänder, beruht nach einer treffenden Bemerkung von Brücke[1] höchst wahrscheinlich die einhellige Angabe der Sänger, dass, wenn sie angesetzt hätten zu einem gewissen Tone, sie dann durch eine Reihe von Tönen aufsteigen könnten, ohne etwas in ihrem Kehlkopfe zu verändern, dass sie aber dann, wie sie sich ausdrücken, einen neuen Einsatz nehmen müssten, um wieder weiter im Tone aufsteigen zu können. Es erklärt sich dies so, dass sie erst ihre Giessbeckenknorpel und ihre Processus vocales fixiren, dann durch Anspannen der Stimmbänder mittels des Crico-thyreoideus aufsteigen, so weit sie können, dann aber, wenn sie noch weiter aufsteigen wollen, erst ihre Processus vocales stärker an- oder übereinanderdrängen, mit einer schwächeren Spannung der Stimmbänder anfangen und nun wiederum durch stärkere Spannung der Stimmbänder aufsteigen.

1 Brücke, Vorlesungen über Physiologie I. S. 506. Wien 1874.

## III. Die Stärke der menschlichen Stimme nebst Bemerkungen über ihre Genauigkeit.

So wie die Zunge einer Pfeife bei stärkerem Blasen in weiteren Excursionen schwingt und zu lauteren Tönen Veranlassung giebt, so sieht man auch caeteris paribus die Stimmbänder in weiten Bogen ihre Excursionen vollziehen, wenn laut und kräftig, dagegen schwach erzittern, wenn leise und schwach gesungen oder gesprochen wird. Obwohl sie nun selbst nicht (oder so gut wie nicht) tönen, liegt doch in dem Grade, in welchem sie von ihrer Gleichgewichtslage abgelenkt werden, ein Maass für die Kraft des jedesmaligen Stosses, welcher von den benachbarten Luftheilchen auf sie übertragen wird. Hiernach ist für die Hervorbringung einer lauten Stimme, mag man dieselbe im Gesange oder in der Sprache anwenden, nothwendig ein hoher Exspirationsdruck, wie das einem Jeden aus der alltäglichen Erfahrung bekannt ist und wie es auch direct an Leuten mit Trachealfisteln gezeigt werden kann.

Da nun aber membranöse (ausschlagende) Zungen durch stärkeres Anblasen ihren Ton erhöhen (nicht selten um eine Quinte), so ist es klar, dass, wenn wir ein und denselben Ton crescendo singen, die Stimmbänder selbst andere werden, d. h. zu an und für sich langsamer schwingenden Gebilden umgewandelt werden müssen. Diese tiefere Stimmung kann nun wiederum auf doppelte Weise erzielt werden, einmal durch Entspannung, das andere Mal durch Vergrösserung der schwingenden Massen.

Dass ersterer Mechanismus beim Crescendosingen eines Tones vorkommt, dürfte aus folgendem, bereits von LISKOVIUS beschriebenen Vorgange sich ergeben. Wenn man einen mittleren Ton piano einsetzt und dann allmählich zum forte und fortissimo übergeht, so sinkt hierbei gewöhnlich der Kehlkopf mehr und mehr abwärts, was, wie wir oben (S. 43) gesehen, immer mit einer gewissen Entspannung der Stimmbänder Hand in Hand geht. Hiermit übereinstimmend, konnten beim Crescendosingen eines Tones auch MERKEL[1] und BATTAILLE[2] an sich eine Verkürzung und Entspannung der Stimmbänder vermittelst des Kehlkopfspiegels beobachten.

Zu gleicher Zeit öffnet sich aber auch die Stimmritze immer mehr in ihren hinteren Partieen. Die Giessbeckenknorpel und ihre Umgebungen schwingen gleichzeitig mit den Stimmbändern mit; und der Ton würde in Folge der grösseren schwingenden Massen sinken müssen, wenn eben der Luftdruck sich nicht entsprechend vermehrte. (BRUNS.[3])

---

1 MERKEL, Die Functionen des menschlichen Schlund- und Kehlkopfes.
2 BATTAILLE, Gaz. hebd. No. 20, 24. Paris 1861.
3 BRUNS, Die Laryngoskopie etc. S. 104. Tübingen 1865.

Wird andererseits an den Sänger die Anforderung gestellt, einen Ton abschwellen zu lassen, so vollziehen sich die umgekehrten Vorgänge. Der Kehlkopf steigt etwas in die Höhe (LISKOVIUS), die Bänder werden hierdurch mehr gespannt und ausserdem in ihren schwingenden Partieen durch Verschluss von hinten her verkürzt.[1] Schliesslich betheiligen sich auch noch die Muskeln der Epiglottis und des Kehlkopfeinganges beim An- und Abschwellen von Tönen. Die Epiglottis senkt sich, der Kehlkopfeingang verkleinert sich bei starken; das Umgekehrte tritt ein bei schwachen Tönen.

Aus all' diesen complicirten Muskelactionen erklärt es sich, wie JOH. MÜLLER mit Recht sagt, warum das Schwellen und Schwächen der Töne, ohne ihren musikalischen Werth zu ändern, selbst für geübte Sänger so schwer und für ungeübte ohne Detonation auf die eine oder andere Art ganz unmöglich ist. Weiterhin erklärt sich hieraus die Schwierigkeit, einen hohen Ton und zwar im Brustregister piano zu singen und namentlich ihn piano einzusetzen, weil dabei die Stimmbänder ungemein stark gespannt sein müssen, damit auch bei schwachem Luftdruck doch noch ein hoher Ton erzeugt werde. Im Fistelregister jedoch, wo die Spanner der Stimmbänder nicht in so kraftvolle Action gesetzt zu werden brauchen (denn sie haben nicht wie im Brustregister gegen den stark contrahirten M. vocalis und Crico-aryt. lat. anzukämpfen), ist bekanntlich Nichts leichter, als hohe Töne piano zu singen und einzusetzen.

Wenn wir nun irgend einen Ton in beliebiger Stärke singen wollen, so wissen wir aus Erfahrung und Uebung, dass einerseits durch die Exspirationsmuskeln die Luft mit einer gewissen Kraft ausgetrieben werden muss und dass andererseits die Stimmbänder in die für die Stärke und Höhe des Tones passende Stellung und Spannung durch bestimmte Actionen der Kehlkopfmuskeln gebracht werden müssen. In der schnellen und sicheren Handhabung aller dieser Muskeln beruht — ein normales musikalisches Gehör vorausgesetzt, das ist die Fähigkeit, die Töne nach ihrer Höhe richtig zu beurtheilen und aufzufassen — das Treffen der Töne und, wenn man will, die Grundlage des Gesanges überhaupt.

Ganz kürzlich haben über die Genauigkeit der menschlichen Stimme, d. h. also über die Feinheit der eben besprochenen compensatorischen

---

1 BATAILLE (l. c. p. 384) sagt: Pour un même son l'accroissement d'intensité d'un courant d'air détérmine une tension moins forte des ligaments et une plus grande ouverture de la glotte en arrière. Bei mir ändert der Kehlkopf seine Stellung bei diesen Vorgängen so gut wie gar nicht; ich compensire, wie es scheint, nicht durch veränderte Spannung, sondern nur durch Vergrösserung oder Verkleinerung der schwingenden Massen. Ja es machte mir sogar oftmals den Eindruck, als vermehre sich sogar die Spannung der Stimmbänder, wenn ich ein und denselben mittleren Ton im Brustregister lauter sang.

Vorrichtungen Hensen und Klünder[1] geistvolle Experimente angestellt. Hensen untersuchte nach dem Lissajous'schen Princip die Bilder, welche eine angesungene König'sche Flamme in einem horizontal oscillirenden Spiegel entwarf, der vertical an die Zinke einer Stimmgabel befestigt war. Befanden sich der Ton der Stimme und der Stimmgabel genau im Einklang, beziehungsweise in einem consonanten Verhältniss, so wurden in dem Spiegel ruhende Flammenbilder beobachtet, schwankte jedoch die Tonhöhe der Stimme nach oben oder nach unten, so zeigten die Bilder eine Bewegung nach links oder nach rechts, wie Aehnliches von den Lissajous'schen Stimmgabelcurven bekannt ist. Dabei stellte sich heraus, dass keine Stimme auf die Dauer den Ton genau halten kann.

Des Genaueren prüfte vermittelst einer anderen Methode dieselbe Angelegenheit Klünder. Er zeichnete mit Hilfe eines Doppelphonautographen (s. Cap. Vocale) sowohl die Schwingungen der Stimmbänder als die einer Tonquelle von constanter Höhe (einer Orgelpfeife) übereinander auf einem rotirenden Cylinder auf. Hierzu bediente er sich zweier Metallröhren, deren einander zugewendete Enden mit je einer Membran überspannt waren, welche Zeichenstifte trugen. In die eine Röhre wurde gesungen, in die andere mit der Pfeife geblasen. Es ergab sich ebenfalls, dass die Genauigkeit der compensatorischen Vorrichtungen keine absolute war. Ein Fehler von 0,357—1,54 pCt., d. h. 0,357—1,54 Schwingungen mehr oder weniger auf 100, kam bei den besten Sängern in ihren mittleren Stimmlagen vor.

Aus dem mittleren Fehler, der höchstens gemacht werden darf, damit ein feines Ohr den Ton noch in seiner richtigen Höhe erkennt, und aus der Zahl der einzelnen (ganzen) Töne überhaupt, die ein normaler menschlicher Kehlkopf erzeugen kann, ist man im Stande, festzustellen, wie weit von einander entfernte Töne wir überhaupt zu bilden vermögen. Klünder nimmt an, dass wir höchstens in Intervallen von etwa einem viertel Ton mit unserem Stimmorgan auf- oder abwärts steigen können.

Ausserdem sind, wie bereits bei der Charakterisirung der Register erwähnt, noch folgende Umstände für die **Stärke der menschlichen Stimme** von Belang. Das **Brustregister** enthielt die vollen und kräftigen, die **Fistel** und der **Strohbass** dagegen mehr die dünnen, leeren und klangarmen Töne. So wie diese Töne an und für sich schwach sind, so sind sie auch einer bedeutenden Verstärkung und Schwellung nicht fähig; die Fisteltöne deshalb nicht, weil bei der grösseren Stimmritze zu viel Luft entweicht und die zurückbleibende nicht so stark gespannt werden kann und die Strohbass- oder überhaupt die tiefen Basstöne, zum Theil aus demselben Grunde, zum Theil deshalb, weil bei ihnen schon ein sehr geringer Luftdruck genügt, um die schlaffen Bänder stark auseinander zutreiben und die Luft rasch entweichen zu lassen.

Schliesslich ist, wie bei jedem musikalischen Instrument, die

---

1 Hensen u. Klünder, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879. Physiol. Abth. S. 119.

Resonanz der letzte Factor, der sowohl bei der Stärke der Stimme einer, wie verschiedener Personen besonders ins Gewicht fällt. Da Lufträume mit gespannten Wandungen besser resoniren, als solche mit schlaffen, so ist es leicht verständlich, dass der aufgeblähte Thorax (die Lungen sowohl wie der knöcherne Brustkorb) mit der in ihm befindlichen comprimirten Luft besser die Stimme wiederhallen lässt, als der im Exspirationszustand befindliche. Wollen wir deshalb mit lauter, gehobener Stimme sprechen, so muss auch unsere Brust gehoben sein, unsere Lungen gespannt und mit viel Luft erfüllt. Hierzu kommt, dass wir, wie jegliches höhere Geschöpf, welches laut zu schreien oder zu rufen sich anschickt, den Kopf hoch nehmen und damit die ganze Luftröhre und die auf ihr liegende äussere Haut stark anspannen, auf dass diese nicht als schlaffe schwere Masse dämpfend auf die Erschütterungen der Luftröhre einwirke.

So wie die Resonanzbedingungen bei einem Individuum verändert werden können, so sind sie natürlich von Haus aus verschieden bei verschiedenen Individuen. Hierauf beruht — abgesehen von der grösseren Kraft der Muskeln — die kräftigere, lautere Stimme des Mannes, im Vergleich mit der schwächeren und milderen des Weibes oder Kindes, die mattere Stimme des Greises im Vergleich zu der kraftvolleren der Jugend und so fort.

## Weitere Bemerkungen über die Schwankungen in der Höhe und Stärke unserer Stimmtöne.

Wie die Untersuchungen Hensen's und Klünder's lehren, ist auch der geübteste Sänger nicht im Stande, längere Zeit einen Ton von absolut derselben Höhe auszuhalten. Bewegen sich jedoch die Schwankungen in den oben erwähnten Grenzen, so werden sie auch von dem geübten Ohre nicht bemerkt, sie fallen jedoch höchst unangenehm auf, sobald sie diese Grenzen überschreiten. Man spricht dann von Detoniren der Stimme oder, wenn sich das allmähliche Heben und Senken des Tones gar über mehrere Stufen erstreckt, von einem Geheul. Bei diesem tritt gewöhnlich beides, sowohl ein Heben, wie am Schluss ein geringes Senken der Stimme auf. Letzteres allein, zumal wenn der Ton zugleich an Höhe und Stärke verliert, macht auf uns einen kläglichen Eindruck, wir bezeichnen eine derartige Stimmgebung mit Gejammer.

Auch das Aufhören der Stimme hat, wie leicht begreiflich, einen Einfluss auf die Stimmhöhe. Indem hierbei der Exspirationsdruck weder momentan auf 0 sinkt, sondern allmählich abnimmt, noch auch die Stimmbänder momentan aus der Phonationsstellung in die Respirationsstellung übergehen, ereignet es sich, dass der Ton am Schluss ein wenig sinkt oder, wie der technische Ausdruck lautet, „heruntergezogen“ wird.

Dieses Herunterziehen tritt um so leichter ein, je höher für den Sänger die Töne sind und je länger sie ausgehalten werden müssen, je grösser also die seiner Brust und Kehlkopfmuskeln zugemuthete Arbeit ist. Da namentlich am Ende eines längeren Tones der Luftdruck zuletzt etwas nachlässt, so muss ein hoher Ton um so sicherer sinken, je weniger dem Sänger noch Mittel zu Gebote stehen, die Stimmbänder stärker zu spannen oder irgendwie compensatorisch zu wirken.

Wir können nun aber auch die Stimme dadurch aufhören lassen, dass wir die Stimmritze schnell schliessen und, was gewöhnlich damit verbunden ist, die Thätigkeit der Exspirationsmuskeln einstellen. Indessen dieser Mechanismus kommt beim Gesange und auch in unserer Sprache äusserst selten vor.[1] Die Töne werden dann gewissermassen abgeschnitten, es macht den Eindruck, als seien sie „in der Kehle stecken geblieben". Ein derartiger Mechanismus des Aufhörens prädisponirt nicht zum Herunter-, sondern zum in die Höhe ziehen der Töne, weil der Druck der Exspirationsluft in der Zeit des Verschlusses etwas steigt.

Der dritte Mechanismus, die Stimme abzubrechen, besteht darin, dass man einfach, wie bei einer Zungenpfeife, aufhört zu blasen. Er ist jedoch, weil allzu sehr die Detonation begünstigend, kaum in Gebrauch. Noch bevor der Ton sinkt, öffnen wir die Stimmritze und machen dem Tone ein Ende; ihm schliesst sich daher fast regelmässig ein starkes oder kaum hörbares Hauchgeräusch an.

Weiter ist hier zu erwähnen das Tremuliren oder Beben der Stimme, dadurch charakterisirt, dass die Höhe und namentlich die Stärke eines Tones innerhalb geringer Grenzen hin und her schwankt. Nach Merkel vollzieht sich dieses Schwanken beim Sopran 12—18 mal, beim Bass 8—10 mal in der Secunde. Während des Tremulirens beobachtete Merkel mit dem Kehlkopfspiegel, dass bei jedem Tremolostosse die Giessbeckenknorpel ein wenig nach hinten rücken, der Kehldeckel sich etwas nach vorn bewegt und die Kehlkopfsapertur weiter wird.
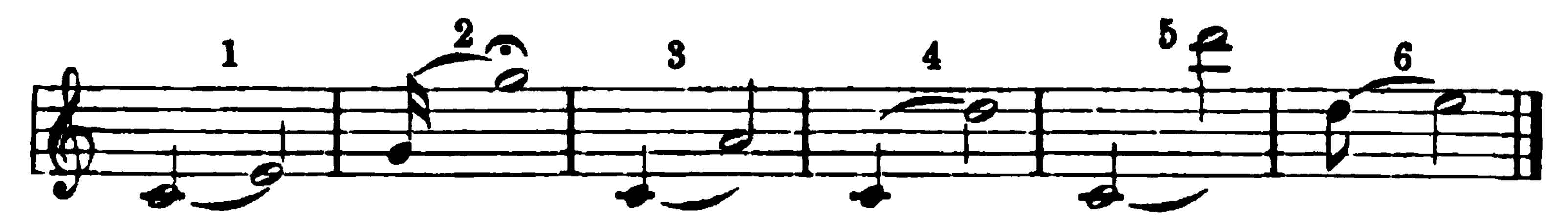
Da der Vorgang im Kehlkopfe, welcher dem Tremuliren zu Grunde liegt, im Wesentlichen ein Zittern ist, welches vornämlich in Momenten heftiger psychischer Erregung oder in Folge körperlicher Schwächezustände uns befällt, so wird auch das Tremolo als Ausdruck einer bewegten oder erschütterten Gemüthsstimmung im Gesange verwerthet.

Der Schrei schliesslich charakterisirt sich ebenfalls durch die Stärke des Stimmtones und die Schwankung in der Höhe. In Folge der ungemeinen Kraft, mit welcher beim Schrei die Muskeln der Brust und des Kehlkopfes in Thätigkeit gerathen, wird eine regelmässige Klangbildung gestört; die Schreitöne sind daher reich an dissonanten Obertönen und Geräuschen verschiedener Art. Nichtsdestoweniger hat Colombat de l'Isère[2] die verschiedenen Schreie in Noten darzustellen versucht, die ich der Originalität halber hier folgen lasse:

---

1 Wir gebrauchen, wie Sievers (Grundzüge der Lautphysiologie. Leipzig 1876) mit Recht ausführt, diesen „Absatz", wo wir zwei benachbarte, namentlich gleiche Vocale scharf von einander trennen wollen, ferner in solchen, in ärgerlichem Affect gesprochenen Wörtchen, wie da, wo. Nicht selten wird dann, nachdem die Stimme durch Kehlkopverschluss aufgehoben ist, dieser Verschluss noch einmal gesprengt, so dass ein intensiver Hauchlaut auf ihn folgt.

2 Colombat de l'Isère, Maladies des organes de la voix p. 112. Paris 1834.




Nr. 1 soll den Schrei ausdrücken, den Jemand ausstösst im Moment des Verbrennens, Nr. 2 den Schrei, den ein mit einem Messer Geschnittener hören lässt, Nr. 3 den bei einer heftigen Gemüthsbewegung, Nr. 4 den durch einen jähen Schreck bei drohender Gefahr, Nr. 5 zeigt den Schrei bei der Entbindung, Nr. 6 den Freudenschrei.

---

# IV. Weitere Besonderheiten der menschlichen Stimme.

---

## I. Die unreine und belegte Stimme.

Wir nennen einen Klang dann rein, wenn er frei ist von störenden Geräuschen und solchen Obertönen, die wegen ihrer bedeutenden Intensität und geringen Verschiedenheit in ihrer Höhe zu starken Discontinuitäten in dem Klange selbst Veranlassung geben und ihn für unser Ohr schreiend, rauh, kratzend u. s. w. erscheinen lassen.

Wenn bei allzu kräftiger Stimmgebung die Stimmbänder aneinanderschlagen oder wenn sie in irgend welchem Affecte bei der Sprache kräftig aneinandergepresst werden, so wird die Stimme in Folge oben geschilderter Discontinuitäten rauh und scharf; wenn sich andererseits Unregelmässigkeiten im Schluss der Stimmbänder bemerklich machen, sei es dass sie in Folge von katarrhalischer Schwellung nicht gut schliessen, sei es dass Schleimmassen die Regelmässigkeit ihrer Schwingung beeinträchtigen, so leidet ebenfalls die Reinheit der Stimme, sie wird heiser und belegt. Wenn gar Schleimhautwucherungen oder Polypen sich an den Stimmbändern bilden, so ist hochgradige Heiserkeit und selbst vollständige Stimmlosigkeit eine bekanntlich sehr häufig beobachtete Erscheinung.

Der reinen Stimme entgegen steht ferner in gewisser Beziehung die verschleierte, von einem hauchenden Geräusche begleitete. Man kann sie sehr leicht erzeugen, wenn man die Glottis intercartilaginea in Form eines Dreiecks offen lässt, aber die Stimmfortsätze kräftig gegen einander presst. Ich habe mich überzeugt, dass — in einigen Fällen — sogenannte verschleierte, matte Stimmen durch einen ähnlichen unvollkommenen Schluss der Stimmritze gebildet werden.

## II. Die Flüsterstimme.

Sie verdient eigentlich diesen Namen nicht, da bei ihr die Stimmbänder, beziehungsweise die durch sie hindurchstreichende Luft nicht in rhythmische Bewegungen versetzt werden, welche der Stimme den Klang verleihen. Diese Stimme ist vielmehr klanglos und setzt sich nur aus

arhythmischen Erschütterungen der Luft zusammen, sie ist ein Geräusch. Werden nämlich die Stimmbänder einander bis auf einen schmalen Spalt genähert, dessen Gestalt zuerst Czermak[1] genauer beschrieb, so bewirkt die durch jene Enge tretende Luft, je nach der Stärke des Luftstromes, ein stärkeres oder leiseres Reibegeräusch. Der Kehlkopf bietet dann ein Bild dar, wie das nebenstehende (Fig. 52), der Arbeit von Czermak entlehnte. Man sieht, dass die wahren Stimmbänder durch die mit ihren Spitzen nach innen convergirenden Proc. vocales einen vorspringenden Knick erhalten. Je mehr diese Spitzen einander sich nähern, so dass schliesslich nur noch die Glottis intercartilaginea offen bleibt, um so stärker und heiserer wird das Geräusch, welches nach Brücke demjenigen ähnlich ist, das man hört, wenn man Wasser in einem nicht zu grossen metallenen Gefässe allmählich bis zum Sieden erwärmt.

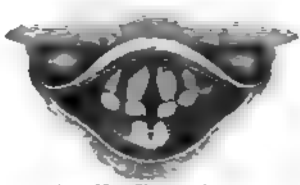


Fig. 52. Flüsterstimme.

Dieses Geräusch ist die Flüsterstimme; sie wird von uns in der Sprache dann angewendet, wenn nur eine geringe Entfernung die Sprechenden trennt und der laute Klang der Stimme vermieden werden soll, oder wenn er in Folge von Erkrankungen der Stimmbänder (Lähmungen) überhaupt nicht gebildet werden kann. — Das Geräusch der Flüsterstimme, welches, wie oben gezeigt, im Kehlkopfe entsteht und durch das Ansatzrohr selbstverständlich modificirt wird, kann man auch künstlich durch ein anderes im Pharynx erzeugtes substituiren. Deleau[2] führte einen Schlauch durch den unteren Nasengang in den Pharynxraum, blies Luft durch und ahmte so, indem er den Mundtheilen die nöthige Stellung gab, die Flüstersprache täuschend nach. Die freilich von ihm und Milne Edwards[3] gezogene Schlussfolge, dass auch für gewöhnlich die Entstehungsursache der Flüsterstimme nicht im Kehlkopfe, sondern im Ansatzrohre zu suchen sei, ist aus diesem Experiment ebensowenig abzuleiten, wie aus der Angabe, dass Leute, welche wegen Verwachsung der Glottis durch den Kehlkopf gar nicht athmen konnten, dennoch mit Flüstersprache sich zu verständigen lernten.[4] Diese Leute verwenden dann die Muskulatur ihrer Wangen, Lippen u. s. w. mit solcher Gewandtheit, dass sie, wenn auch kurz dauernde Luftströme und die den Lauten entsprechenden Geräusche mit wenigen Ausnahmen ziemlich deutlich erzeugen können.

## III. Die Nasenstimme und die näselnde Stimme.

Wenn man auch im Allgemeinen darüber einig ist, wie der Klang irgend eines Instrumentes oder einer menschlichen Stimme beschaffen sein

1 Czermak, Der Kehlkopfspiegel S. 85. Leipzig 1863.

2 Deleau, Nouvelles recherches physiologiques sur les éléments de la parole. Mémoire lu à l'Académie des sciences. 26 juin 1830 et publié 1838.

3 Milne Edwards, Leçons sur la physiologie comparée XII. p. 486. Paris 1876 bis 1877.

4 Journ. d. physiol. IX. p. 119. 1829; Arch. gén. d. méd. May 1856; Bourguet. Oblitération de la glotte etc.; Czermak, Molesch. Unters. VI. S. 275.

muss, damit wir ihn näselnd nennen, und wenn man ausserdem durch die Untersuchungen von HELMHOLTZ weiss, dass ein Klang dann einen näselnden Charakter annimmt, wenn in ihm zwar viele, aber nur ungeradzahlige Obertöne enthalten sind, so ist doch der Mechanismus und die Art und Weise, wie der Nasenton der Stimme gebildet wird, noch nicht über allen Zweifel erhaben. So viel ist sicher, dass die Nasenstimme immer dann zu Stande kommt, wenn die Hohlräume der Nase und ihre Umgebung in ausreichend starke resonirende Schwingungen gerathen. Je nach der Art und Stärke dieser Resonanz gegenüber derjenigen in der Mundhöhle müssen wir eine Nasenstimme und eine näselnde unterscheiden.

Zunächst ist hervorzuheben, dass die Luft in der Nasenhöhle auch beim Aussprechen reiner, nicht nasalirter Laute nicht absolut ruhig ist, sondern stets, wenn auch in geringem Grade, mitschwingt, ja dass sogar ein Theil des tönenden Luftstromes geradezu durch die Nase entweicht, eine Thatsache, von der sich bereits LISKOVIUS[1] überzeugt hat. „Wenn man“, so äussert er sich in seinem inhaltreichen Buche mit bekannter Kürze und Schärfe, „einen seiner mittleren oder tieferen Töne auf den Vokal A möglichst frei von Nasenton angiebt und während seines Tönens eine abgekühlte polirte Stahlfläche aufwärts an die Oberlippe hält, die aus dem Munde strömende Luft aber durch ein zwischen den Mund und den Stahlkörper gehaltenes Brettchen oder dergl. von dem Stahle ableitet, so läuft dennoch der Stahl an, ein offenbarer Beweis, dass dabei einiger Athem durch die Nase geht, und doch ohne Nasenton. Ist daher der Nasencanal regelmässig beschaffen, und wird nur so viel Luft herausgelassen, als ungehemmt hindurchströmen kann, so entsteht dadurch eine Vermehrung der Resonanz, aber kein Nasenton.“

Wenn wir nun jetzt nach der allgemeinen Meinung die Resonanz der Nasenhöhlen auf das Maximum verstärken, indem wir bei geschlossenem Munde beliebige hohe oder tiefe Töne singen, so treiben wir zwar die gesammte Exspirationsluft bei offenem Gaumensegel selbstverständlich durch die Nase hindurch, wir produciren summend den Laut m, aber die Stimme ist durchaus nicht näselnd und wird es auch nicht, selbst wenn wir mit aller Kraft singen, sodass sogar die Nasenflügel heftig zittern. Wir können die Stimme in Folge dieser Vorgänge, weil sie durch die Nase entweicht, eine Nasenstimme nennen, werden aber den auf diese Weise producirten Stimmklängen nie den Charakter des Näselnden beilegen: Also scheinbar starke Resonanz in der Nasenhöhle und doch keine näselnde Stimme.

### *1. Die häufigsten Ursachen der näselnden Stimme.*

Was geschieht nun, wenn wir entweder bei geschlossenem oder geöffnetem Munde der Stimme den näselnden Charakter verleihen?

Diese auffällige Aenderung in der Klangfarbe vollzieht sich in der Weise, dass wir zunächst den Kehlkopf in die Höhe ziehen, das Gaumensegel offen halten und, je auffälliger das Näseln hervortreten soll, das Hintertheil der Zunge dem Gaumen mehr und mehr entgegenheben. Wenn

---

1 LISKOVIUS, S. 64.

hierbei die Lippen geschlossen sind, so wird der Klang des m (oder genauer, des Klanges, den wir bei geschlossenen Lippen produciren) ein näselnder; sind sie geöffnet, so werden die je nach Grösse und Gestalt der Mundhöhle gebildeten Vocale nasalirt.

Zunächst muss es auffallen, dass, wenn bei der Erzeugung des m die ganze tönende Luftmasse durch die Nase hindurchgetrieben wird, die Stimme doch keineswegs den näselnden Charakter annimmt, während eine geringe Aenderung in der Stellung des Kehlkopfes und seiner Umgebung die Stimme in so auffälliger Weise verändert. Dies beruht nun auf Folgendem:

Der Ton, welcher gewöhnlich gehört wird, wenn wir bei geschlossenen Lippen die Stimme tönen lassen, hat einen brummenden, dumpfen Klang und erinnert an das U. Er enthält auch, wie dieser Vocal, nur wenig Obertöne von nennenswerther Stärke; blos der erste Partialton ist gut hörbar, alle höheren aber sind äusserst schwach. Sie sind es deshalb, weil das Ansatzrohr, welches bekanntlich die Klangfarbe bedingt, im vorliegenden Falle ein, beziehungsweise mehrere grosse Hohlräume mit engen Ausgangsöffnungen darstellt, nämlich: die Mundhöhle, die Nasenhöhlen und den hinter ihnen liegenden Nasenrachenraum, welcher von dem tief stehenden Kehlkopfe bis zur Basis cranii heraufreicht. Mund- und Rachenhöhle aber sind, abgesehen von ihrer Grösse, auch von schlaffen Wandungen umgeben, welche die Existenz hoher Obertöne, auch wenn sie ursprünglich im Klange vorhanden sind, vernichten. — Je mehr wir aber den Kehlkopf heben und die Zunge nach hinten drängen, um so mehr verkleinern wir jenen Raum und seine Communication mit dem Kehlkopfe, wogegen in Folge des tief gesenkten Gaumensegels eine weite Communication mit den Nasenhöhlen hergestellt wird. In ihnen und so gut wie in ihnen allein findet jetzt die Resonanz statt, die in Folge der Kleinheit jener Höhlen und ihrer festen elastischen Wände natürlich die Verstärkung der höheren Obertöne begünstigt.

Von der Richtigkeit dieser Thatsache kann man sich subjectiv und objectiv überzeugen. Wenn man nämlich beim Brummen mit geschlossenem Munde sich mit den Fingern die Ohren verstopft, so hört man ein mässig starkes Summen im Kopf; näselt man dagegen, ohne die Höhe oder Stärke des Tones zu verändern, so schwirrt der Kopf auf das heftigste. Einen ähnlichen Unterschied empfindet man, wenn man ebenfalls bei verstopften Ohren die verschiedenen Vokale, am besten A und I singt; A klingt wie von fern, bei I dröhnt der Kopf in Folge der stärkeren Erschütterungen der knöchernen Nasenhöhlen und der Kopfknochen überhaupt.

Andererseits kann man sich auch objectiv davon überzeugen, dass bei der brummenden Nasenstimme die Wangen sehr stark, bei der näselnden dagegen so gut wie gar nicht erschüttert werden. Das lehrt die einfache Betastung mit dem Finger oder das Aufsetzen eines kleinen Trichterchens auf die Wange, nachdem man sein spitzes Ende mit der König-schen Kapsel in Verbindung gebracht hat. In dem einen Falle zuckt die Flamme hoch auf und nieder, in dem anderen kaum.

Die Bewegung und Thätigkeit des Gaumensegels als des wichtigsten Muskelapparates bei Erzeugung der näselnden Stimme bedarf

noch einer ausführlicheren Auseinandersetzung. PASSAVANT[1] hat darüber höchst interessante Untersuchungen angestellt; er hat erstens den Mechanismus des Verschlusses[2] genauer kennen gelehrt (s. S. 70) und ausserdem die Grenzen festgestellt, bis zu welchen etwa das Gaumensegel geöffnet sein kann, ohne der Stimme den nasalen Klang zu geben.

Gummiröhren, elastische Katheter wurden zwischen Gaumensegel und hintere Pharynxwand geschoben, so dass sie die Communication des Rachen- und Nasenraumes unterhielten. Und doch trat selbst bei Röhrchen von der Dicke von 10 mm. (Lumen = 6 mm.) keine näselnde Sprache auf, wenn nur Vocale gesprochen oder gesungen wurden, während schneller und rapider Druckwechsel in der Mundhöhle bei der Aussprache von T und P u. s. w. die Stimme näselnd machte, offenbar, weil dann ein kräftigerer Luftstrom gerade gegen die Nasenhöhlen sich richtete und die oben geschilderte Resonanz der kleinen Nebenhöhlen bewirkte.

Der Verschluss des Gaumensegels ist denn auch für gewöhnlich keineswegs immer so dicht und fest; geringe Oeffnungen erzeugen noch nicht den nasalen Klang und sie erzeugen ihn um so weniger, je mehr die Stimme aus der der Sprache in die des Gesanges sich umwandelt und je tiefere Töne erzeugt werden.[3]

LONGET[4] macht darauf aufmerksam, dass Leute, welche in Folge von Gaumendefecten Obturatoren tragen, beim Sprechen häufig eine stark näselnde Stimme haben, während sie sich der schönsten Stimme von der Welt erfreuen, die absolut frei ist von jeglichem näselnden Charakter, sobald sie singen.

Dieselbe Beobachtung machte auch PASSAVANT, der den vollkommenen Abschluss der Nasenhöhle von der Mundhöhle beim Gesang noch weniger unbedingt nöthig findet, als bei der Sprache. Ohne dass der Stimme irgend ein Eintrag geschieht, fehlt — wie LISKOVIUS angiebt — der Abschluss durch das Gaumensegel vollständig bei tieferen und mittleren Tönen, bei hohen seltener. — Der Grund, dass beim Gesange die Stimme nicht näselt, liegt darin, dass die wenn auch stark tönende Luft doch nicht allein und auch nicht wesentlich die Nasenhöhlen und ihre Wandungen in resonatorische Erschütterungen versetzt und dies um so weniger thun kann, je tiefer der Kehlkopf (bei Erzeugung tiefer Töne) schon von Haus aus steht.

Eine näselnde Stimme werden aber unter allen Umständen diejenigen Leute haben, bei denen nur ein höchst mangelhafter oder überhaupt gar kein Abschluss der Nasen- von der Mundhöhle stattfindet. Gaumendefecte,

---

1 PASSAVANT, Ueber die Verschliessung des Schlundes beim Sprechen. Frankfurt a. M. 1863.

2 Das Hervortreten der hinteren Rachenwand wurde von vielen späteren Forschern bestätigt. So von GENTZEN (Inaugural-Dissert. Königsberg 1876), von KINGSLEY (The dental and oral science magazine. New-York, Febr. 1878), von PIENIAZEK, VOLTOLINI; von MICHEL geleugnet (s. S. 70).

3 Dasselbe beobachtete kürzlich PIENIAZEK (Wiener med. Blätter 1878. Nr. 23 u. 24) vermittelst des rhinoskopischen Spiegels. Auch bei den reinsten, ohne nasalen Beiklang ausgesprochenen Vocalen war eine Lücke zwischen Gaumensegel und hinterer Rachenwand zu beobachten, die in der Mitte, wo die Uvula liegt, am kleinsten, nach den beiden Seiten zu aber breiter wird.

4 LONGET, Traité de physiologie II.

im weichen oder harten Gaumen, Lähmungen der Gaumenmuskulatur nach Diphtheritis wirken in dieser Weise. Hierbei ist interessant, was mir mein College J. Bruck mittheilte, dass bei gleichzeitigem Fehlen des Septum narium niemals eine näselnde Stimme auftritt, offenbar, weil eine sehr grosse, anstatt zweier kleinen Höhlen, als resonatorischer Raum figurirt.[1]

### 2. *Eine seltenere Ursache der näselnden Stimme.*

Es ist bekannt, dass die Stimme einen entschieden näselnden Charakter auch dann annimmt, wenn das Gaumensegel scheinbar gut schliesst, aber krankhafte Processe in den vorderen Partieen der Nasenhöhle Platz gegriffen haben. So spricht man näselnd, wenn beim Schnupfen die Schleimhäute der Nase in entzündlicher Schwellung sich befinden, oder wenn man sich mit den Fingern die Nase unterhalb des Nasenbeines zusammendrückt.

Die Ursache dieser näselnden Stimme ist ziemlich einfach.

Die Resonanz eines Hohlraumes und die Erschütterung seiner Wände ist bekanntlich um so grösser, je mehr die Luft eingeschlossen ist, je schwerer sie abfliessen kann. Daher kommt es denn, dass die in der Nasenhöhle schwach resonirende Luft in stärkere Erzitterungen geräth und diese der Umgebung mittheilt, sobald die Ausgänge verengert werden. Singt man daher den Vocal A, bei welchem der Gaumenverschluss ein unvollständiger ist, und kneift sich die Nase unterhalb der Nasenbeine zu, so wird sein Klang entschieden nasal, verliert jedoch diesen Beiklang, sobald man die Nase wieder öffnet. Dasselbe Experiment gelingt aber nicht beim J, O oder U. Diese Vocale ändern ihre Klangfarbe nicht, wenn man sich die Nase zukneift, und die bei geschlossenen Ohren fühlbare, an und für sich sehr starke Resonanz wird nicht vermehrt, weil das Gaumensegel sehr fest schliesst. Aus alledem folgt, dass, wenn die Luft in der Nasenhöhle in geringe resonatorische Schwingungen versetzt ist (welche der Stimme durchaus noch nicht den näselnden Beiklang geben), die Stimme dann näselnd wird, sobald durch Verengerung oder Verschliessung der vorderen Nasenausgänge das Abfliessen der Luft verhindert und die Resonanz erhöht wird. Jegliche Schwellung der Nasenschleimhaut oder Afterbildung in ihren vorderen Abschnitten kann deshalb eine näselnde Sprache bedingen, vorausgesetzt natürlich, dass das Gaumensegel nicht absolut dicht schliesst.

## IV. Die Stimme bei völligem Abschluss der Mund- und Nasenhöhle und Mangel jeglicher Resonanz in letzterer.

In letzter Linie ist nun noch die Aenderung der Stimme zu besprechen, welche bedingt wird durch einen Verschluss in den hinteren

1 Einen hierher gehörigen Fall beschrieb auf das Genaueste Brücke (Sitzungsber. d. Wiener Acad. 1858. XXVIII. S. 63). Es handelte sich um ein Mädchen, dem der ganze weiche Gaumen fehlte. Es näselte nicht so bedeutend, wie Jemand, der willkürlich stark näselt, weil auch der Mundraum stark mit resonirte.

2 Einen derartigen Fall beschrieb Czermak (Molesch. Unters. V. S. 6. 1858) an einem 14jährigen Mädchen, welches Vocale mit Nasenton gar nicht, dagegen

Partieen des Nasenraumes, sei es, dass das Gaumensegel total mit der Schlundwand verwachsen ist[2], sei es, dass Neubildungen die Choanen oder den Raum zwischen Gaumensegel und Schlund einnehmen, oder schliesslich der ganze Nasenraum mit Flüssigkeiten (Blut oder Blutgerinnseln) erfüllt ist. Diese Stimme ist dann in der That keine näselnde, sie ist objectiv und subjectiv ihr gerades Gegentheil; denn sie wird erzeugt durch Mangel jeglicher Resonanz in der Nasenhöhle (die bekanntlich selbst bei normaler Stimme nicht ganz fehlte) und klingt auch nicht näselnd, sondern dumpf, matt, verschleiert. Man darf sie deshalb auch nicht, wie viele (auch Passavant) es thun, mit der näselnden verwechseln, die durch Verengerung der vorderen Nasenausgänge gebildet werden kann.

Die Franzosen haben für den Nasenton zwei verschiedene Worte; sie kennen ein „nasonnement" und ein „nasillement", die sie freilich promiscue gebrauchen. Indess hat kürzlich Löwenberg[1] diese Ausdrücke in der Weise definirt, dass er das nasillement (Näseln) als eine „résonance nasale exagérée" bezeichnet, welches sich findet in unseren deutschen Worten „Engel, Klingel", sowie bei theilweise verschlossener äusserer Nase, wogegen das nasonnement ein Sprechen ohne Hilfe der Nase ist, „la résonance nasale faisant défaut", und sich findet bei Pharynxgeschwülsten, welche den Nasenrachenraum hochgradig beengen, also mit dem zuletzt von uns besprochenen Stimmklang identisch ist.[2]

## V. Die Kehl- oder Gurgelstimme (Timbre guttural).

Garcia[3] behauptet, dass dieselbe dann zu Stande kommt, wenn sich die Basis der Zunge verdickt und dadurch die Epiglottis stärker nach hinten umbiegt, als es sonst gewöhnlich stattfindet. Hierdurch werde der Ton gleichsam gedrückt, gequetscht (écrasé). Nachahmen kann man diese Stimme nach der Meinung Garcia's sehr gut, wenn man auf das Zungenbein drückt; ich finde, dass ihre Nachahmung mit Unterstützung äusserer Mittel noch besser gelingt, wenn man mit Zeigefinger und Daumen den Raum oberhalb des Schildknorpels etwas hinter der Mitte der Knorpelplatten seitlich zusammendrückt. Diese Stimme hat einen nicht angenehmen, quakenden, quarrenden Klang, dem lauten Quarren der Frösche oder dem Geschrei der Dohlen nicht unähnlich. Wenn ich meiner Stimme den gutturalen Beiklang ertheile, ohne äussere Hilfsmittel, so beobachte ich folgendes: Der Kehlkopf steigt ein wenig in die Höhe und steht caeteris paribus höher als bei normaler Stimme, das Gaumensegel wird

---

die Laute m und n, weil bei diesen die Resonanz in den Nasenhöhlen nicht wesentlich ist, hervorbringen konnte.

1 Löwenberg, Gaz. d. hopit. 1878. No. 75, 76.

2 Anlangend die Ansichten früherer Forscher über die Entstehung der Nasenstimme siehe Joh. Müller (Handb. d. Physiol. S. 215), der über die Bedeutung des Gaumensegels keine richtige Vorstellung hatte, sowie Merkel (Anthropophonik S. 652) und Segond (Arch. gén. d. méd. XVI. p. 347. Paris 1848). Des letzteren Ansichten, der drei verschiedene Arten von Nasonnement unterscheidet, sind zwar von hohem Interesse, stützen sich aber meiner Meinung nach nicht auf richtige Beobachtungen.

3 Garcia, Ecole du chant p. XXIII.

geschlossen und die Zunge nach hinten gedrängt. Die Epiglottis verdeckt in der That mehr oder weniger den Kehlkopf, der Aditus laryngis ist verkleinert durch Contraction der Arytaenoidei obliqui und ihrer Fortsetzungen, der Ary-epiglottici. Das quarrende Geräusch kommt dadurch zu Stande, dass in Folge des eben geschilderten Mechanismus die Giessbeckenknorpel und Stimmbänder aneinander schlagen und dadurch die regelmässigen Schwingungen der Stimmbänder stören.

Dergleichen lärmende Stimmen, die auch „fette" genannt werden, begegnet man häufig bei fetten Leuten, namentlich bei Leuten mit fettem Halse; möglich, dass hier das Fettgewebe mittelbar oder unmittelbar ähnliche Störungen in den regelmässigen Schwingungen der Stimmbänder hervorruft, wie der oben geschilderte Druck mit den Fingern.

## VI. Die inspiratorische Stimme.

Es ist bekannt, dass nicht blos der Exspirationsluftstrom, sondern auch der Inspirationsstrom die Stimmbänder in tönende Schwingungen versetzen kann. Die so gebildete Stimme ist aber nicht wohllautend; es müsste denn sein, dass man durch besondere Uebung seiner Kehlkopfmuskeln die Stimmbänder so einstellt, dass sie auch bei einem entgegengesetzt gerichteten Luftstrome gut ansprechen und nicht durch Unregelmässigkeiten in ihren Schwingungen zu widerlichen Geräuschen oder Schreitönen Veranlassung geben.

Kempelen[1] macht übrigens die ganz richtige Bemerkung, dass manche Leute diese inspiratorische Stimme auch in der Sprache anwenden. „Ich habe, so schreibt er, unter dem gemeinen Haufen so manches geschwätzige Weib bemerkt, das ihrer Nachbarin mit so viel Eifer erzählte, dass sie, um ja keinen Augenblick zu verlieren, fast immer unter dem Athemholen ganze Redensarten hineinwärts sprach. Man findet sich in katholischen Kirchen, wo ein jeder für sich betet, oft in der Gelegenheit, dieses zu hören, wenn man da neben Jemanden zu stehen kommt, der mit zu heftigem Eifer und mit einer halblauten Stimme betet, dabei aber ohne abzusetzen, ebensoviel Worte zum Munde hinein- als herausmurmelt."

Bei Thieren findet sich diese Art der Stimme nicht so selten; das wiehernde Pferd und der schreiende Esel wenden sie an; wenn letzterer I-A schreit, so bringt er regelmässig das I mit inspiratorischer, das A mit exspiratorischer Stimme zu Stande. Ferner wird die inspiratorische Stimme bei einer Menge von Naturlauten angewendet. So lachen viele Leute inspiratorisch; beim Weinen und Schluchzen werden nicht selten Töne producirt, wenn der Brustkorb sich inspiratorisch erweitert, und eine eigenthümliche Art von Weinen wird durch kurze stossende Töne unterbrochen, indem sich das Zwerchfell stark und schnell zusammenzieht: Es ist ein Zusammenzucken, wie wenn man, so lautet die provinzielle Bezeichnung, „vom Bocke gestossen wird" (Singultus).

Nach Segond kann man inspiratorisch auch singen[2] und zwar in

---

1 W. v. Kempelen, Mechanismus der menschlichen Sprache nebst der Beschreibung einer sprechenden Maschine S. 104. Wien 1791.

2 Segond, Arch. gén. d. méd. 1848. Nr. 2. XVII. p. 200 (voix inspiratoire).

beiden Registern, dem Brust- und Falset-Register. Die tiefen Töne klingen nicht übel, und man erreicht auf diese Weise, wie er richtig bemerkt, eine bedeutendere Tiefe, als bei exspiratorischer Stimme. Man fühlt hierbei deutlich das Aneinanderschlagen der Stimmbänder („Strohbass", MERKEL). Die hohen Falsettöne dagegen haben nach ihm eine grosse Kraft und Intensität und reichen ebenfalls weiter als exspiratorische Falsettöne. Von den Lauten der Sprache lassen sich fast alle, mit Ausnahme des R, inspiratorisch hervorbringen.

## VII. Das Bauchreden.

Der Bauchredner bezweckt mit seiner Kunst Folgendes: indem er seine Stimme in eigenthümlicher Weise verändert, sucht er uns betreffs der Entfernung und Richtung, aus welcher seine Stimme factisch kommt, zu täuschen. Die von ihm producirte Stimme soll auf uns den Eindruck machen, als sei nicht er, sondern irgend ein Anderer der Sprechende. Als dieser Andere wird gewöhnlich nicht eine Person angenommen, die in unmittelbarer Nähe des Bauchredners sich befindet und mit derselben lauten Stimme sprechen müsste, wie der Bauchredner selbst, sondern vielmehr Jemand, der entfernt oder zum mindesten durch feste Massen, Wände, Thüren u. s. w. von dem Künstler getrennt sein und mit ihm sprechen soll.

Der Bauchredner hat also zunächst mit seiner Stimme den Stimmklang jener fingirten Person nachzuahmen, ferner seine zum Sprechen nöthigen Bewegungen uns zu verdecken und schliesslich uns betreffs der Richtung, aus welcher seine Stimme kommt zu Trugschlüssen zu verleiten. Die beiden letzteren Bedingungen erfüllt er am einfachsten dadurch, dass er mit abgewendetem Gesicht oder verdecktem Munde bauchredet und den Kopf dahin richtet, von wo die fingirte Stimme kommen soll, das ist gewöhnlich aus einem Orte, der vor den Zuhörern gelegen ist, wenn der Bauchredner selbst als vor ihnen stehend angenommen wird.

Schwieriger ist die Nachahmung der fingirten Stimme. Hierbei muss man sich erinnern, dass erstens jeder Klang und jedes Geräusch um so mehr an Intensität abnimmt, aus je grösserer Entfernung es kommt und je mehr es entweder blos Luft oder gar wechselweise Luft und feste Körper zu durchsetzen hat. Die Stimme des Bauchredners muss also viel schwächer, gedämpfter sein, als die des frei Redenden.

Zweitens aber ändert jeder Klang, je nachdem er verschiedene, gut und schlecht leitende Mittel hintereinander zu passiren hat und in grösseren oder kleineren Räumen erzeugt wird, einigermassen seine Farbe, ja hin und wieder seine Höhe. So hat SEILER in Leipzig (wie HELMHOLTZ mittheilt), in schlaflosen Nächten auf den Gesang des Nachtwächters lauschend, zuweilen anfangs aus der Ferne die Duodecime des Gesanges und erst später den Grundton vernommen. Je nachdem nämlich der Grundton oder die Obertöne in ihrer Intensität verringert oder ganz ausgelöscht werden, vernehmen wir den Klang in seiner Höhe oder in seiner Klangfarbe verändert. Nun kann man im Allgemeinen schwer sagen, wie die Klangfarbe der menschlichen Stimme sich ändert, wenn sie gedämpft durch schlecht leitende Massen oder aus der Entfernung an unser Ohr gelangt.

So viel scheint mir jedoch sicher, dass alle diejenigen Partialtöne,

die von Haus aus schwach sind, verhältnissmässig früh vernichtet werden und um so früher, je schwächer sie sind. So erhält sich ein I, welches viele Obertöne hat, die jedoch nur relativ stark sind, nur kurze Zeit rein und geht in ein unbestimmtes Ä über, wenn es aus grosser Entfernung oder aus Räumen gerufen wird, die durch Wände, Thüren u. s. w. von uns getrennt sind. A, sowie namentlich O und U halten sich viel besser in ihrer Klangfarbe rein. Ferner ist zu berücksichtigen, dass die den Klang begleitenden Geräusche oder auch diese für sich, insofern sie als Laute in der Sprache auftreten, ebenfalls ziemlich schnell (wenn auch unter sich verschieden schnell) durch die Leitung vernichtet werden und dass andererseits die Periodicität der Lufterschütterungen, welche irgend einen Klang bilden, überhaupt leidet, wenn er durch verschiedene Massen geleitet wird. Die Stimme verliert ihr Metall, sie wird dumpf und klanglos, indem sich ihr Geräusche beimischen. Diese Umstände muss also der Bauchredner alle berücksichtigen, wenn er uns über den Ort und die Entfernung der Stimme täuschen will und jeder, der diese Bedingungen auf irgend eine Weise mit seinem Stimmorgan erfüllt und dabei die anfangs angegebenen Regeln betreffs der Verdeckung seiner Sprachorgane und der Wendung seines Kopfes mit einiger Geschicklichkeit befolgt, ist ein Bauchredner; es wird ihm gelingen uns über die Entfernung und Richtung seiner Stimme zu täuschen.

Die Mittel, die man nun zur Erreichung dieses Zweckes anwendet, sind verschieden. Ich selbst besass einige Gewandtheit im Bauchreden und habe ausserdem an mir nahe Stehenden, welche über diese Fertigkeit in viel höherem Masse verfügten, Beobachtungen angestellt, die mir Folgendes gelehrt haben.

Zunächst spricht man dabei — so weit eben meine Erfahrungen reichen — niemals inspiratorisch; das ist viel zu mühsam, die Sprache wird zu ungelenk und zu schwer zu handhaben.[1] Man spricht aber — wie auch JOH. MÜLLER angiebt — mit Tiefstand des Zwerchfells und bringt den nöthigen Exspirationsdruck durch die Exspirationsmuskeln der Brust hervor, oder wenn man die Bauchmuskeln anwendet, doch so, dass sie in dem nach abwärts gedrängten Zwerchfell einen übermächtigen Gegner finden, den sie kaum überwinden können. Demzufolge bleibt der Leib dann immer einigermassen aufgetrieben. Nebenbei hat dieser Mechanismus, wenn man dem Zuhörer nicht ganz den Rücken kehren kann, den Vortheil, die sonst beim Sprechen gewöhnlichen und Jedem bekannten exspiratorischen Bewegungen zu vermeiden und so den Schein zu erwecken, als spreche man eben nicht.

Der Kehlkopf wird beim Bauchreden ungemein hoch in die Höhe gezogen, ein Umstand, der für die Dauer sehr ermüdend ist, die Zunge rückt weit nach hinten, das Gaumensegel steht horizontal und schliesst den Nasenraum ab, das Zäpfchen ist nicht selten nach hinten umgeschlagen, so dass der Einblick in den Rachen des thätigen Bauchredners einen eigenthümlichen Anblick gewährt. Die Menge Luft, welche verbraucht wird, ist äusserst gering; hält man sich, während man bauchredet, einen

---

1 Die gegentheilige Behauptung wird von AMMANN (Dissertatio de loquela 1700), HALLER (Physiol.) und SEGOND (Arch. gén. XVII. 1848) aufgestellt.

kalten, blanken Spiegel vor den Mund, so wird er kaum beschlagen, spricht man denselben Ton mit gleicher Kraft auf gewöhnliche Weise, so ist er sofort mit einem Hauch überzogen. Durch die Nase entweicht keine Luft, ein vor sie gehobener Spiegel beschlägt sich nicht, ausgenommen natürlich, wenn man näselnd bauchredet oder die Nasenlaute m, n u. s. w. hervorbringt.

Die Resonanz der Kopfknochen ist demnach eine verschwindende, auch die der Brust ist wenigstens mit der Hand und dem Ohre nicht nachzuweisen.

Die directe Beobachtung des Kehlkopfes war mir bisher entweder nicht möglich oder zeigte, bei einem Individuum, das zwar einen vorzüglichen Einblick in seinen Kehlkopf gewährte, aber nicht gut bauchredete, nichts Besonderes. Ich glaube nach alledem, was ich hierüber gesehen und gehört, dass die eigenthümliche Klangfarbe der Bauchrednerstimme dadurch zu Stande kommt, dass man mit äusserst geringem Luftdruck den Kehlkopf anspricht und die an und für sich nicht starke Stimme noch dämpft, indem die nach hinten gedrückte Zunge mit dem Kehldeckel sich über den Kehlkopf schiebt und den freien Ausgang der Stimme hemmt.

## VIII. Die Doppelstimme, Diplophonie.[1]

Eine eigenthümliche Erscheinung ist die sogenannte Doppelstimme, welche darin besteht, dass zu gleicher Zeit im Kehlkopfe zwei Töne gebildet werden.

Sehen wir von der pathologischen Doppelstimme ab, die zuerst Türck[2] des Genaueren beschrieb und welche ihre Ursache krankhaften Neubildungen verdankt, die in das Gewebe eines Stimmbandes hinabreichen und es in eine vordere und hintere Stimmritze theilen, so giebt es auch noch eine gewisse physiologische Diplophonie. Sie besteht darin, dass Leute mit durchaus gesunden Stimmorganen die Fähigkeit besitzen, willkürlich zu gleicher Zeit zweistimmig zu singen. Dieses vermochte Merkel (Anthropophonik S. 628), wenn er im Falsett h′ oder ihm nahegelegene Töne sang; dieselben waren dann von der tieferen Octave begleitet. Auch Donders[3] giebt an, gleichzeitig 2 Töne, die eine Octave oder Duodecime auseinander liegen, bilden zu können. Freilich ist er der Meinung, dass nicht beide zugleich im Kehlkopfe entstehen.

Untersuchungen, die ich über diesen Gegenstand angestellt, zeigten mir indess, dass sehr wohl im Kehlkopfe zu gleicher Zeit 2 Töne gebildet werden können.

Zunächst ist es schon R. Willis und W. Weber bekannt gewesen, dass eine metallene Zunge bei gewisser Länge ihres Ansatzrohres zwei Töne zu gleicher Zeit giebt (s. S. 22), dann ist es ein Leichtes, sich davon zu überzeugen, dass membranöse Zungen, die gegen ein festes Gegen-

1 Türck bezeichnet diesen Zustand Diphthonie, Rossbach Diphthongie; der Name Diplophonie dürfte wohl der beste sein.

2 Türck, Klinik der Krankheiten des Kehlkopfes S. 473. Wien 1866.

3 Donders, Over de tong-Werktuigen van hat stem- en spraakorgaan p. 20.

lager schwingen (also nicht Doppelzungen), ebenfalls nicht selten Doppeltöne erzeugen.

Willis und Harless beobachteten richtig und überzeugten sich, dass derartig tönende Zungen eigenthümliche unregelmässige Schwingungen ausführten und, wie Willis sagt, in wunderliche Convulsionen geriethen. Diese wunderlichen Convulsionen bestehen nun einfach darin, dass die Zunge das eine Mal nicht so weit ausschlägt, wie das andere Mal und dass sie beispielsweise — den einfachsten Fall angenommen — abwechselnd einmal wenig, das andere Mal viel ausschwingt. In diesem Falle hören wir zwei um eine Octave von einander entfernte Töne, gerade so wie umgekehrt 2 eine Octave auseinanderliegende, gleichzeitig erklingende Töne sich aus einer Reihe von Stössen zusammensetzen, die zeitlich gleich weit von einander entfernt sind, aber an Stärke alterniren.[1]

Von der Richtigkeit dieser Thatsachen überzeugt man sich entweder, indem man derartig schwingende, doppeltönige Zungen im intermittirenden Lichte beobachtet, beziehungsweise ihre Schwingungen aufschreibt, oder auf umgekehrtem Wege, indem man eine Reihe von verschieden starken Stössen auf einander folgen lässt und die dann entstehenden Töne feststellt.

Ich habe vorzugsweise letzteren Weg eingeschlagen und auf einer grossen, metallenen Sirenenscheibe mit vielen Löchern[2] entweder immer das dritte, vierte Loch u. s. w. ganz zugeklebt oder die Löcher nur theilweise verklebt, so dass grössere und kleinere in bestimmter Reihenfolge alternirten.[3] Die auf diese Weise entstehenden Doppeltöne waren zum Theil schon Seebeck[4] bekannt, zum Theil wurden sie jetzt kürzlich von R. König[5] auf das Genaueste mit den vorzüglichsten Instrumenten untersucht.

Es ist nun keine Frage, dass auch die Doppelstimme, welche von gesunden Leuten willkürlich erzeugt werden kann, so wie diejenige, welche bei halbseitigen Stimmbandlähmungen, die in Genesung übergehen, hin und wieder beobachtet wird, auf ganz gleiche Weise entsteht. Wenn die einzelnen, den Klang der Stimme erzeugenden Luftstösse an Stärke nicht gleich sind, oder wenn nach so und so viel gleichstarken und der Zeit nach gleich abständigen Stössen immer einer ganz ausbleibt, beziehungsweise stark auftritt, so entstehen im Kehlkopfe zu gleicher Zeit zwei Töne nebeneinander.

Man hat also nicht nöthig, wie dies Rossbach[6] that, die bei einseitiger Parese eines Stimmbandes bestehende Doppelstimme auf verschieden schnelle Schwingungen der beiden Stimmbänder zurückzuführen, so dass etwa die beiden Stimmbänder, jedes für sich, wie zwei nebeneinander

---

1 Vgl. die bekannten, vermittelst des Phonautographen oder zweier Stimmgabeln gewonnenen Curven in König's akustischem Catalog.

2 Zur Feststellung der Töne empfiehlt es sich, mindestens 2 concentrische Löcherreihen zu haben.

3 Ich habe es praktisch gefunden, in diese Sirenenscheiben nicht runde, sondern rectanguläre Löcher schneiden zu lassen.

4 Seebeck, Ann. d. Physik LIII. S. 417. 1841.

5 R. König, ibid. CLVII. S. 177. 1876.

6 Rossbach, Arch. f. pathol. Anat. LIV. S. 571. 1872.

gespannte, verschiedene Saiten, zu gleicher Zeit schwingen und tönen. Hier wie bei der normalen Stimme kommt der Ton zu Stande durch die periodischen Erschütterungen der Luft, welche stossweise durch die sich öffnenden Stimmbänder entweicht, während sie selbst nur indirect, nicht direct die Stimme erzeugen.

# Anhang zum vierten Capitel.

## I. Von den Mundtönen.

Die von uns lediglich im Ansatzrohre erzeugten Töne haben zweierlei Ursachen; sie sind entweder nach Art des Zungenmechanismus oder nach Art der sogenannten kurzen Pfeifen gebildet.

Als Zungen können auftreten: 1) die Lippen, 2) die Zunge, 3) das Gaumensegel.

1) Wenn man die Lippen aneinanderpresst und Luft mit einiger Kraft durch die enge Oeffnung hindurchtreibt, so schwingen sie rhythmisch und unterbrechen den Luftstrom ausreichend schnell, um Klänge zu erzeugen, die an und für sich zwar musikalisch nicht anwendbar sind, es aber bekanntermassen werden, sobald die Lippen wie beim Horn, der Trompete u. s. w. mit den passenden Ansatzröhren versehen und mit dem gehörigen Luftdrucke angesprochen werden.

2) Die Zunge kann ebenfalls nach Art einer akustischen Zunge den Luftstrom rhythmisch unterbrechen. Dabei stemmt sie sich an den harten Gaumen und bildet hier bald einen Verschluss, bald entfernt sie sich ein wenig, um der Luft einen Durchtritt zu gestatten. Diese Unterbrechungen, welche als Lautelement bekannt sind, erfolgen aber nie so schnell, dass sie in unserem Ohre zu einem Klange verschmelzen.

3) Anders beim Gaumensegel. Dieses schwingt, wenn auch immer noch sehr langsam, doch so schnell, dass dadurch tiefe, klanglose Töne wie beim Schnarchen und zwar, wie Kempelen (§ 63) genauer beschreibt, auf 3 verschiedene Arten erzeugt werden.

## II. Das Pfeifen.

Es ist durch die Untersuchungen von Savart, Masson u. A. gezeigt worden, dass Flüssigkeiten, gasförmige wie flüssige, welche sich aus engen Ausflussöffnungen ergiessen, nicht eine gleichmässige, continuirliche, sondern eine ungleichmässige, discontinuirliche Bewegung annehmen, die unter Umständen periodisch wird und sogar zu Tönen Veranlassung giebt.

Einer der einfachsten Apparate dieser Art ist das sogenannte Jägerpfeifchen von Savart, ein kurzer, kleiner Hohlcylinder, dessen Basen in ihrer Mitte je ein kleines Loch haben (s. Fig. 53, *a* u. *b*). Nimmt man diesen Apparat zwischen die Lippen und bläst quer durch denselben in der Richtung des Pfeiles hindurch, so hört man pfeifende, zwitschernde Töne, den Stimmen kleiner Vögel nicht unähnlich. Durch Verstärkung des Luftstromes wird der Ton jenes Kästchens allmählich und bedeutend in die

Höhe getrieben, sogar um zwei Octaven erhöht. Zudem hat die Gestalt und Grösse des ganzen Kästchens, sowie diejenige der Oeffnungen einen Einfluss auf die Tonhöhe. Grosse Kästchen oder solche mit grossen Oeffnungen oder mit Oeffnungen, deren Ränder in das Kästchen hineingebogen sind, klingen tiefer als anders gestaltete.[1]

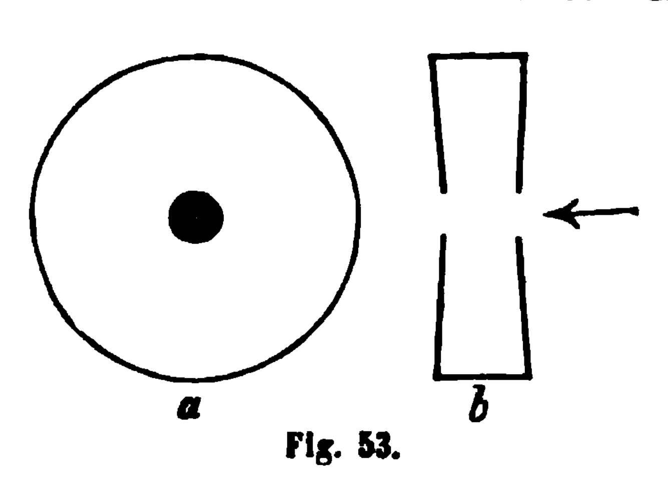


Fig. 53.

Die Art, wie bei diesen Pfeifen der Ton zu Stande kommt, erklärt sich Savart folgendermassen. Der quer durch das Kästchen streichende Luftstrom reisst die Luft aus dem Kästchen mit sich nach aussen und erzeugt dadurch eine Verdünnung im Innern desselben. Jetzt stürzt die äussere atmosphärische Luft in das Kästchen hinein, verdichtet die in diesem enthaltene Luft so lange und so stark, bis durch den dauernden Luftstrom wieder eine Verdünnung erzeugt wird und das Spiel von Neuem beginnt.

Auf ganz dieselbe Weise, wie in diesem Kästchen, werden auch mit dem Munde Pfeiftöne erzeugt; die erste Enge, welche hier von der Exspirationsluft passirt werden muss, liegt zwischen dem Zungenrücken und harten Gaumen, die zweite zwischen den zugespitzten Lippen; und der in der Mitte liegende Hohlraum wird dadurch gebildet, dass sich die Zunge fest an die Unterzähne stemmt und in ihrer Mitte ein wenig aushöhlt.

Von höchstem Interesse ist nun die Art, wie wir mit Leichtigkeit und Sicherheit die Tonhöhe ändern. Dies geschieht dadurch, dass wir den Hohlraum, dessen Luft in stehende Schwingungen versetzt wird, sowohl in seinem sagittalen, wie verticalen Durchmesser durch Heranhebung der vorderen Zungenpartieen an den harten Gaumen verkleinern. Die Lippenöffnung wird dabei nicht oder kaum geändert, die Stärke des Luftstromes ebensowenig. Es ist erstaunlich, mit welcher Sicherheit und Leichtigkeit wir die jedesmalige Grösse des Hohlraumes treffen, der angeblasen oder durchgeblasen, den erwünschten Ton giebt. Wenn man sich den kleinen Finger in einen Mundwinkel steckt, so dass er auf dem vorderen Abschnitt der Zunge liegt und nun pfeift, was unschwer auszuführen ist, so kann man erstens mit Leichtigkeit fühlen, wie bei den höheren Tönen die Zunge sowohl von unten nach oben (in ihren vorderen Partieen) und von hinten nach vorn (in ihren hinteren Partieen) sich bewegt und den Hohlraum verkleinert, ferner sich aber auch davon überzeugen, wie genau für jeden Ton die Grösse des Hohlraumes von uns getroffen werden muss. Steigt man nämlich (staccato) die Tonleiter in die Höhe und drückt nur ein wenig mit dem kleinen Finger auf die Zunge, so verkleinert sich der Raum um eine Spur weniger und diese Spur genügt, um den Ton nicht unbedeutend zu vertiefen, oder wenn man den Finger schon vorher eingelegt hat, einen anderen Ton zu erhalten, als man erwartet hat. Die auf diese Weise zu erzeugenden Pfeiftöne liegen etwa zwischen $c^2$ bis $c^5$. Die Grenze für die tiefen Töne ist durch die Grösse der Mundhöhle von selbst gegeben, während sich der Umfang des Pfeifregisters nach oben hin durch Uebung erweitern lässt. (Sondhauss.)

1 Siehe Magendie's Journ. d. physiol. expér. et pathol. V. p. 367.

Obwohl bereits KEMPELEN über die Entstehung der Lippenpfeiftöne dieselbe Ansicht hatte, die wir soeben begründet, und sich auch an einem, der Jägerpfeife ähnlichen Apparate von der Richtigkeit seiner Annahme experimentell überzeugen konnte, haben doch manche Forscher nach ihm andere, zum Theil eigenthümliche Ansichten über besagten Gegenstand ausgesprochen.

So behauptet MUNCKE [1], dass das Pfeifen durch Schwingungen der Lippen zu Stande komme, während doch Jeder mit Leichtigkeit sich davon überzeugen kann, dass auch, wenn er seine Lippen festhält, drückt oder berührt, ohne ihre Oeffnung zu verändern, der Pfeifton in seiner Höhe und Stärke bestehen bleibt.

CAGNIARD LA TOUR [2] ersetzte sogar die von den Lippen gebildete Enge durch kleine, durchbohrte Metallscheiben. Er nahm sie zwischen die Lippen und konnte bequem den Umfang von Octaven pfeifen, wenn er den Hohlraum des Mundes passend veränderte. Nach seiner Ansicht, die auch von JOH. MÜLLER adoptirt wird, ist es hauptsächlich die Reibung der Luft an den Wänden, welche sie zu regelmässigen Schwingungen veranlasst, geradeso wie die Reibung zwischen dem Fidelbogen und der Saite oder zwischen dem befeuchteten Finger und dem Rande eines Weinglases zu tönenden Schwingungen Veranlassung giebt. (Dass in der That die Reibung der Luft für die leichte, periodische Unterbrechung des Luftstromes von Einfluss ist, steht fest, und Jeder, der ordentlich pfeifen will, befeuchtet sich die Lippen, um die beabsichtigten Töne gut und leicht zu treffen.)

Ebenso ist die Länge und Gestalt der Canäle, durch welche die Luft hindurchtritt, von Bedeutung. Alle Ausflussöffnungen, die sich conisch erweitern (CAGNIARD LA TOUR, SONDHAUSS [3]) geben leichter zu Tönen Veranlassung als diejenigen, welche sich conisch verengen. Aus eben dem Grunde kann man bei bestimmter Lippenstellung zwar exspiratorisch, aber nicht inspiratorisch pfeifen, man muss dann die Lippenstellung ein wenig verändern, damit der Ton anspricht.

Eine dritte Reihe von Erklärungen läuft darauf hinaus, die Pfeiftöne des Mundes mit denen zu identificiren, welche entstehen, wenn man einen feinen Luftstrom gegen eine schmale Kante, einen Messerrücken, ein steifes Blatt Papier u. s. w., anprallen und sich zerstieben lässt. Für die Bildung von dergleichen Tönen, die ebenfalls von SONDHAUSS des Genaueren untersucht worden sind, sehe ich aber beim Pfeifen mit dem Munde keine Analoga; hier giebt es keine scharfen Kanten, gegen die der Luftstrom getrieben wird; denn die scharfen Zahnreihen können mit der Lippe oder Zunge bedeckt werden, ohne dass das Pfeifen dadurch unmöglich gemacht wird.

---

1 MUNCKE, Gehler's physik. Wörterb. VIII. S. 283.
2 CAGNIARD LA TOUR, Journ. d. physiol. X. p. 170.
3 SONDHAUSS, Ann. d. Physik XCI. S. 126. 1854.

## FÜNFTES CAPITEL.

# Die Stimme der Thiere.

Es ist natürlich hier nicht der Ort, des Genaueren auf die Stimme der einzelnen Thiere einzugehen; wir wollen daher aus diesem reichen und interessanten Materiale nur folgende, uns wichtig erscheinende Thatsachen hervorheben.

### I. Die Stimme der Säugethiere.

Die Stimme der Säugethiere wird in Organen gebildet, die dem menschlichen Kehlkopfe und seinen Nebenapparaten ihrem Wesen nach ganz ähnlich sind. Ueberall sind es elastische, mit Muskeln ausgestattete Bänder, welche in einer knorpeligen Höhle, dem Kehlkopfe, liegen und je nach der Art ihrer Spannung und Gestaltung, sowie nach dem Mechanismus des Anblasens die Stimme erzeugen.

Je grösser der Kehlkopf und die Stimmbänder, um so lauter und dröhnender ist die Stimme von Haus aus, um so mehr wird sie gewöhnlich noch durch grosse resonatorische Nebenapparate verstärkt und in ihrer Klangfarbe beeinflusst. Das Brüllen des Rindes, das Brummen der Hirsche zur Brunstzeit, das Gebrüll der Löwen sind hierfür Beispiele.

Wenn, wie bei vielen Affen, sich noch besondere resonatorische Apparate am Kehlkopfe selbst befinden, so gewinnt die Stimme ungemein an Kraft und dröhnt weithin. Dergleichen Apparate finden sich z. B. bei den anthropoiden Affen, von denen der Schimpanse zwei mässig grosse, seitliche Ausbuchtungen des Kehlkopfes, vergrösserten Morgagni'schen Ventrikeln gleichend, aufweist, während sie beim Orang und Gorilla von beträchtlicher Grösse sind und sich bei letzterem nach verschiedenen Richtungen, theils auf dem Halse, theils auf dem Brustkorbe herab bis in die Achselhöhle verzweigen.

Des grössten resonirenden Apparates erfreuen sich die Heulaffen (Mycetes), welche ein hohles, stark aufgetriebenes Zungenbein besitzen, dessen Höhlung durch einen Sack mit dem Kehlkopfe communicirt, und ausserdem noch zwei grosse, seitliche Säcke, die den Morgagni'schen Ventrikeln entsprechen.

Je kleiner die Thiere und dem entsprechend ihre Kehlköpfe sind, um so höher, dünner und quietschender wird ihre Stimme, wie z. B. die der Mäuse und Fledermäuse.

Wenn sehr grosse Thiere hohe Töne produciren, so bedienen sie sich sehr häufig der Fistelstimme; der Hund, dessen Wau-Wau in Bruststimme erklingt, piept durch die Fistel, wenn er entweder etwas durch Bitten erlangen will, sich heftig nach etwas sehnt oder Schmerzen empfindend, mit geschlossenem Munde ruhig daliegt.

Desgleichen bringen die Hirsche zur Brunstzeit nicht blos ihr Brummen, sondern auch (ebenfalls bei geschlossenem Munde), ein eigenthümliches hohes Quieken hervor, welches aus zwei tieferen und einem hohen Tone besteht; die 3 Töne werden mit einander verbunden und der letzte, höchste scharf abgesetzt.

Dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass von grossen Thieren auch vermittelst der Bruststimme hohe Töne erzeugt werden; dieselben sind dann äusserst laut und durchdringend und werden meist mit gehobenem Kopfe und geöffnetem Munde hervorgebracht.

Die Stimme ein und desselben Thieres hat gewöhnlich keinen grossen Umfang; so bewegt sich die des Rindes und Schafes und der meisten Wiederkäuer nach M. Edwards innerhalb einer bis zwei Tonstufen. Dabei ist aber hervorzuheben, dass viele Thiere Töne hervorbringen, die in ihrer Höhe sehr weit von einander abstehen, ohne jedoch die dazwischen liegenden Töne erzeugen zu können. Das tiefe Grunzen des Schweines, ungemein verschieden von seinem widerlichen lauten Geschrei, das Schnurren der Katze, ebenso verschieden von ihrem Miau, sind hierfür Beispiele.

Nebenbei sei bemerkt, dass diese tiefen, grunzenden Töne meist ein gewisses Wohlbehagen anzeigen, während die lauten und hohen für den Ausdruck des Schmerzes oder starker psychischer Erregung verwendet werden.

Dass bei vielen Thieren (Pferd, Esel, Panther) auch der Inspirationsluftstrom zur Erzeugung von Tönen verwendet wird, die entweder in dem Kehlkopfe oder dem Gaumensegel ihren Sitz haben, ist eine leicht zu constatirende Thatsache, auf die bereits oben hingewiesen wurde.

Eine nicht geringe Anzahl von Säugethieren scheint der Stimme ganz zu entbehren. Es sind dies die fischartigen Säugethiere, die Walfische, Delphine u. s. w., deren Kehlköpfe auch keine Stimmbänder oder ähnliche, analoge Falten aufweisen[1], und das Stachelschwein, welches nach Mayer[2] ebenfalls weder Stimmbänder, noch Morgagnische Ventrikel besitzt, so dass ihm seine Stimmmittel nur ein tiefes Grunzen gestatten.

Von Interesse ist schliesslich noch die Bemerkung, dass vorzugsweise die gesellig lebenden und intelligenten Thiere, die ihre Stimme zur gegenseitigen Verständigung brauchen und ausbilden müssen, auch über vollkommenere Stimmmuskeln verfügen; so z. B. die Affen unter den Säugethieren, die Papageien unter den Vögeln. — Sowie die Glieder einer Gesellschaft von Thieren durch die Stimme vereinigt werden, so ist sie auch ein wesentliches Vereinigungsmittel der verschiedenen Geschlechter. Thiere, die sonst fast nie von ihrer Stimme Gebrauch machen, lassen sie, wie die Hirsche, laut ertönen zur Brunstzeit, um sie dann wieder in Stillschwei-

---

1 Das Nähere über die anat. Verhältnisse siehe in M. Edwards' Leçons sur la physiologie XII. p. 442, wo auch die anat. Literatur verzeichnet ist.

2 C. Mayer, Ueber den Bau des Organs der Stimme bei Menschen, Säugethieren etc. (Nova acta Acad. nat. curios. XXIII.)

gen zu versenken. Dieser Zusammenhang zwischen den Werkzeugen der Stimme und den Geschlechtsorganen, der uns hier nur functionell entgegentritt, indem die Stimme die Vereinigung ermöglicht oder erleichtert, ist entweder von Haus aus ein innerer organischer, oder hat sich im Sinne Darwin's zu einem organischen entwickelt; denn frühzeitige Entfernung der Geschlechtsdrüsen verändert die Stimmorgane und die Stimme der meisten männlichen Thiere in hohem Grade.

## II. Die Stimme der Vögel.

Wie bekannt, sind nicht bloss die Stimmen der Vögel untereinander ungemein verschieden, sondern es ist auch die Stimme eines Individuums nicht selten der allergrössten Modulationen fähig und umfasst eine grosse Reihe von Tönen, die in ihrer Klangfarbe und Höhe weit von einander abstehen; eine grosse Zahl unter ihnen besitzt die Fähigkeit zu singen. Dieselbe ist jedoch verschieden vertheilt. Zunächst ist hierin das männliche Geschlecht bevorzugt; die Sänger unter den Singvögeln sind fast nur Männchen und, obwohl die Weibchen nicht stimmlos sind, besitzen sie doch nicht die grosse Gewandtheit und den Umfang der entsprechenden, männlichen Vogelstimme.

Ferner hängt diese Begabung verschiedener Vögel ab von dem mehr oder weniger complicirten Bau ihrer Stimmorgane; die Singvögel und Papageien haben bei weitem höher organisirte und mit complicirteren Muskelapparaten ausgestattete Kehlköpfe, als beispielsweise die enten- und hühnerartigen Vögel, deren Stimme auf keine besondere Schönheit und Mannigfaltigkeit Anspruch macht.

Das Stimmorgan der Vögel verdient, weil höchst eigenthümlich, eine besondere Beachtung.

Alle Vögel haben (mindestens) einen doppelten Kehlkopf, von denen der erste am Ende der Zunge liegt und anatomisch dem Kehlkopfe der Säugethiere entspricht, mit der Stimmbildung aber nichts zu thun hat, während der zweite an der Vereinigungsstelle der Bronchien, im Brustraume gelegen, den stimmbildenden Apparat darstellt. Der obere Kehlkopf, Larynx, bildet den Eingang zur Luftröhre; man kann ihn, d. h. die obere Stimmritze sehen, wenn man einem Vogel den Schnabel weit aufsperrt. Er besteht nicht aus Knorpel-, sondern Knochenstückchen, gemeiniglich 6 (2 paarigen und 2 unpaaren), die dem Schildknorpel und dem Giessbeckenknorpel der Säugethiere als gleichwerthig angesehen werden; ein dem Kehldeckel analoges Organ fehlt fast durchgängig.[1]

---

[1] Siehe hierüber das classische Werk von Henle, Vergleichende anatomische Beschreibung des Kehlkopfes. Leipzig 1839, sowie Tiedemann, Zoologie II. S. 632.

Die obere Oeffnung des Kehlkopfes, die falsche Stimmritze, sieht nach hinten und hat keine nach innen vorspringenden Stimmbänder, sondern stellt eine elliptische, von Muskeln und Knochen gebildete, Spalte dar, welche erweitert, verengt und geschlossen werden kann. Diese ihre Gestaltsveränderung kann man sich nach dem Vorgange von BALLANTUS[1] an den meisten Vögeln sichtbar machen, wenn man entweder den Schnabel der Thiere weit aufsperrt, oder durch Präparation den Eingang des Kehlkopfes bloslegt. Berührt man dann seine Umgebung mit einem Stiftchen, so klappt der Kehlkopf zu und verschliesst, wie beim Schlingen nothwendig, den Eingang zur Luftröhre.

Die Verschliessung wird auch vielfach bei der Stimmgebung verwendet, wenn sie auch nicht zur Stimmbildung beiträgt. Das Gluck-Gluck der Henne und die in der Stimme mancher anderer Vögel vorkommenden Verschlusslaute, etwa unserem g oder k entsprechend, werden hier in der oberen Stimmritze gebildet.

Die Luftröhre, bei vielen Vögeln durch ihre bedeutende Länge ausgezeichnet, stellt ein elastisches Rohr dar, welches sich aus elastischem Bindegewebe und vollständig geschlossenen, meistens knöchernen, nicht knorpeligen Ringen zusammensetzt. Die Zahl der Ringe beträgt bei langhalsigen Vögeln (Kranich, Flamingo) bis 350 und steigt vielleicht noch bedeutend höher, wenn, wie bei vielen Schwänen und Kranicharten, die Luftröhre nicht gerade verläuft, sondern in Krümmungen und Windungen, welche in das Brustbein eingelagert sind, nach oben steigt.[2]

Die Weite der Luftröhre ist nicht an allen Stellen gleich, nicht selten baucht sie sich, wie bei vielen Entenarten und Tauchern (Mergus) ein- oder zweimal aus oder endet in einen grossen, meist knöchernen, asymmetrischen Hohlraum, wie bei den männlichen Enten; lauter Verhältnisse, welche für die Verstärkung der Stimme durch Resonanz ins Gewicht fallen.

Der eigentliche Kehlkopf oder, wie er nach dem Vorschlage HUXLEY's genannt wird, der Syrinx, liegt im Brustkorbe und zwar 1) entweder am Ende der Luftröhre in ihr allein oder 2) am Uebergange in die beiden Bronchien oder 3) in jedem der Bronchien, ist in diesem Falle also doppelt vorhanden, wie bei Steatorius caripensis.[3] Selten fehlt er ganz, wie bei einigen Straussen und Geiern.

---

Heidelberg 1810, woselbst die ältere, und MILNE EDWARDS, Leçons sur la physiologie comparée XII. p. 604, woselbst in bekannter musterhafter Weise auch die neuere Literatur zusammengestellt ist.

1 J. BALLANTUS et CAJETANUS UTTINUS, De quorundam animalium organo vocis in den Comment. Bononiens. 1783.

2 BARKOW, Bemerkungen zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. 1. Abth. Breslau 1871.

3 JOH. MÜLLER, Ueber die bisher unbekannten typischen Verschiedenheiten der Stimmorgane der Passerinen. Berlin 1847, oder Berliner Acad. d. Wiss. 1845 und 1846.

Die am häufigsten vorkommende Form des unteren Kehlkopfes ist die zweite. Die Luftröhre geht dann in einen winkligen, knochigen Hohlraum (Tympanum) (Fig. 54 *v. tr. R*) über, der frontal[1] durchschnitten in seiner einfachsten Form ein Fünfeck darstellt, dessen einer Winkel nach unten ausgezogen ist. Die obere Seite des Fünfeckes stellt die Verbindung mit der Luftröhre, die beiden unteren die mit den Bronchien her. Dort, wo die beiden Bronchien zusammenostssen, also in dem unteren Winkel des Tympanum, verbindet eine sagittale, häufig knöcherne Leiste die vordere mit der hinteren Wand des Hohlraumes. Diese Leiste, Steg (Septum) (Fig. 54 *S.*) genannt, trägt nun jederseits eine elastische membranöse Falte (Membrana tympani int. seu semilunaris) (*m. t. i.*), welche vom Steg aus sich quer vor die Einmündung eines jeden Bronchus stellt und hierdurch mit der gegenüberliegenden Wand eine Art Stimmritze bildet. (Siehe Fig. 54 *A'*.) Die Membran. tympani int. ist selbst als eine directe Fortsetzung

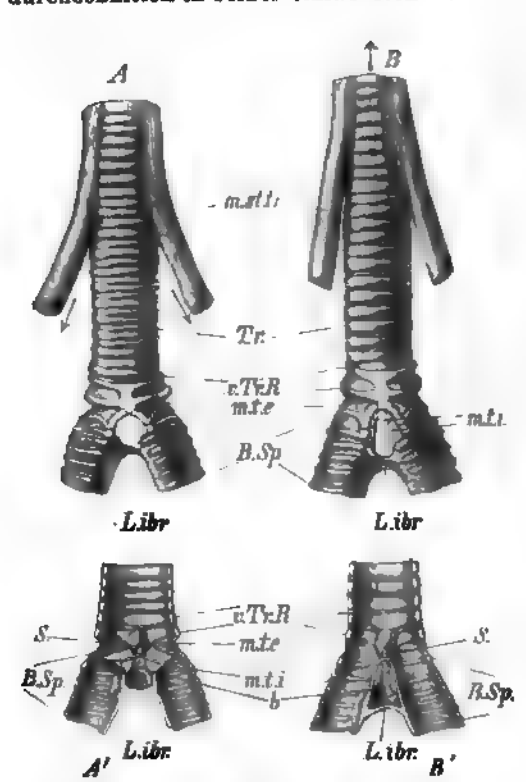



Fig. 54. Unterer Kehlkopf der Truthenne. *A* während der Stimmgebung. *B* bei freier Athmung (Vorderansicht, bei *A'* und *B'* die Vorderwand entfernt). *M. st. tr* Musc. sterno-tracheales, bei *A* und *A'* contrahirt. *Tr.* Trachea. *v. Tr. R.* verschmolzene untere Trachealringe, dem Tympanum entsprechend, mit dem von vorn nach hinten verlaufenden Stege *S.* *B. Sp.* Bronchialspangen. *M. t. e* Membr. tympani ext., *M t. i* Membr. tympani int., bei *B* und *B'* glatt ausgespannt, bei *A* und *A'* als scharfe Falte ins Lumen der Bronchien bis nahe an deren Aussenwand vorspringend. *L. ibr* Ligam. interbronchiale. *b* Band, welches zur dorsalen Wand der Trachea verläuft (bei *A* und *B* nicht gezeichnet).

einer anderen Membran anzusehen, welche die einander zugekehrten Seiten der Bronchien bildet. Denn während die Luftröhre geschlossene Ringe hat, sind bei den Bronchien die sogenannten Ringe, wie diejenigen der Säugethierluftröhre nicht geschlossen, sondern bilden nur

[1] Hierbei hat man sich den Kehlkopf vertical in den Körper, ähnlich dem des Säugethieres zu denken.

deren laterale Wandungen (*B. Sp*). Die Membrana tympani externa schliesslich spannt sich aus zwischen dem Tympanum und den Bronchien an deren äusserer Seite, vereinigt also den obersten Knorpelring des Bronchus mit der lateralen Wand des Tympanum (*m. t. e.*). Werden nun durch Muskelwirkungen die Bronchien, wie in Fig. 54 *A* und *A'* nach oben, beziehungsweise die Luftröhre nach unten gezogen, so nähern sich die obersten Ringe der Bronchi dem Tympanum und treiben die Membran. tympani ext. als Falte nach innen hervor, so dass sie sich der Membran. tympani int. entgegenstellt und mit ihr eine Enge bildet. Indem die Exspirationsluft durch diese Enge mit der nöthigen Kraft hindurchtritt, versetzt sie die einander zugekehrten Falten in Schwingungen und wird hierdurch selbst rhythmisch unterbrochen; die Stimme erschallt. Werden andererseits die Bronchien gestreckt durch Muskeln, welche die Luftröhre nach oben ziehen, wie in Fig. 54 *B* und *B'*, so spannt sich die Membran. tympani ext. zwischen Tympanum und obersten Bronchialring straff an und tritt aus dem Lumen des Bronchus heraus. Auch die Membran. tympani int. weicht von der Mittellinie zurück und geht theilweise in der elastischen inneren Begrenzungs-Membran der Bronchien auf. Die Luft hat jetzt freien Durchtritt und wird, weil keine vorspringenden elastischen Falten mehr da sind, auch nicht zum Tönen gebracht.

Die soeben geschilderten Verhältnisse finden sich nicht bei allen Vögeln; so haben beispielsweise die Papageien keinen Steg, sondern gewissermassen nur zwei Membr. tymp. extern., welche durch Hebung der Bronchien einander genähert werden und nur eine einzige in der Mitte gelegene Stimmritze bilden. Bei den Singvögeln trifft man auf noch complicirtere Vorrichtungen, auf die näher einzugehen jedoch hier nicht der Ort ist.

Damit der Kehlkopf oder, besser gesagt, die Kehlköpfe ansprechen, müssen, wie gesagt, jene beiden Membranen einander genähert werden. Dies geschieht entweder nur durch Muskeln, die an der Luftröhre enden und sie herabziehen (die Ypsilo- und Sterno-tracheales) oder noch durch einen complicirten Muskelapparat (5 — 6 Paare), der lediglich auf den unteren Kehlkopf beschränkt ist. Im ersten Falle sind die Stimmmittel unbedeutend (Gans, Huhn u. s. w.), im zweiten ungemein reich (Singvögel, Papageien). Aufgehoben wird die Stimme durch Contraction des Mylohyoideus, der die Luftröhre am Zungenbein in die Höhe zieht (s. Fig. 54 *B*).

### *Theorie der Vogelstimme.*

Die wichtigsten und eingehendsten Untersuchungen über das Zustandekommen der Vogelstimme sind angestellt worden von Cuvier[1],

---

1 Cuvier, Leçons d'anatomie comparée 1805. IV.

SAVART[1] und JOH. MÜLLER.[2] Zunächst unterliegt es keinem Zweifel, dass in der That in dem unteren Kehlkopfe, dem Syrinx, die Stimme gebildet wird. CUVIER schnitt einer lebenden Amsel die Luftröhre mitten durch. Das Thier schrie, wenn auch etwas schwächer, nach wie vor. Es wurde an einer Elster und Ente dieselbe Operation gemacht; die Stimme der letzteren namentlich änderte sich gar nicht, selbst nachdem man den oberen Theil der Luftröhre zugestopft und den Schnabel zugebunden hatte; ja selbst, als der Kopf ganz abgeschnitten war, liess das Thier noch ein paar Mal seine Stimme ertönen.

Es gelingt auch ungemein leicht, die grossen Kehlköpfe unserer Hausvögel anzublasen und hierdurch einen der Stimme ähnlichen Ton zu erzeugen. Ja JOH. MÜLLER hat sogar an dem Kehlkopfe der Papageien ganz ähnliche Gesetze feststellen können, wie er sie an demjenigen des Menschen gefunden.

Verengerung der Stimmritze, verbunden mit gleichzeitiger stärkerer Spannung der Stimmbänder und hervorgebracht durch seitliches Zusammendrücken des Kehlkopfes, sowie vermehrter Luftdruck trieben den Ton in die Höhe. Der Anspruch erfolgte sowohl von der Seite der Luftröhre (in verkehrter Richtung), wie von Seiten der Bronchien (in der natürlichen). Im letzten Falle glichen die erzeugten Töne ganz der Stimme der lebendigen Thiere und es war für ihre Höhe von Belang, ob ein kürzeres oder längeres Stück der Luftröhre noch an dem Kehlkopfe erhalten blieb. Die Verkürzung der Luftröhre um ihre Hälfte erhöhte den Ton um eine Quinte, theilweise Bedeckung ihres oberen Endes erniedrigte ihn um eine halbe Stufe. Es ist also auch der Stimmapparat der Vögel, namentlich der grösseren, der sich in Folge seiner Festigkeit allein zu Experimenten eignet, einer membranösen Zungenpfeife gleichzusetzen. Seine Zunge oder genauer seine Zungen, die CUVIER mit den Lippen des Hornbläsers vergleicht, können nun, wie dieser Forscher nachgewiesen, mannigfache Veränderungen in ihrer Gestalt und Spannung durchmachen. Ihre Verlängerung und Erschlaffung machen die Töne tiefer; ihre Verkürzung und stärkere Spannung höher. Hierzu kommen die Aenderungen in der Breite der Stimmritze oder im Luftdrucke, welche gleichfalls die Tonhöhe beeinflussen, jedoch nach der Ansicht von CUVIER nur auf indirectem Wege. Aendere sich nämlich nur die Zunge und bleiben die Dimensionen der Luftröhre und ihrer Mündung im oberen Kehlkopfe dieselben, so könne der Vogel immer nur die harmonischen Obertöne des Grundtons erzeugen wie etwa ein Hornbläser. Wolle er dagegen zwei in ihrer Höhe weniger verschiedene Töne bilden, so müsse er dies durch Verkürzung der Luftröhre thun. Dann könne er wieder durch Aenderung im Anblasen die Obertöne dieses zweiten Tones erhalten. Hier sind offenbar falsche Anschauungen mit richtigen gemischt; so richtig es auf der einen Seite ist, dass der Kehlkopf der Vögel einer membranösen Zungenpfeife gleichzustellen ist, so unrichtig ist auf der anderen die Behauptung des grossen Naturforschers, dass bei Aenderung der Zunge nur

1 SAVART, Ann. d. chim. et d. phys. 1826. XXXII.
2 JOH. MÜLLER, Compensation der phys. Kräfte etc. und obige (S. 139) citirte Abhandlung.

die Obertöne des Grundtones auftreten, während das allmähliche Aufsteigen in der Tonleiter lediglich durch Verkürzung der Luftröhre erzeugt werden könne. Es ist vielmehr bekannt, dass auch der erstere Umstand ein ganz allmähliches Aufsteigen zur Folge hat.

In ähnliche Widersprüche ist auch Savart gerathen. Obwohl er de facto den Kehlkopf der Vögel mit einer membranösen Zungenpfeife vergleicht, deren Wandungen ebenfalls membranös sind, so kann er sich doch nicht dazu entschliessen, ihn theoretisch dafür zu erklären. Er äussert sich hierüber folgendermassen: Man macht sich von dem Kehlkopfe der Vögel und der Art seines Tönens am besten eine Vorstellung an folgendem Kinderspielzeug. Nimmt man einen hohlen Stengel irgend einer Pflanze, fasst ihn zwischen die Lippen, indem man ihn leicht zusammendrückt, und treibt Luft durch ihn, so entsteht, indem zu gleicher Zeit die Wände des Rohres in heftige Erzitterungen gerathen, ein tiefer Ton. Durch verschieden starken Luftanspruch kann man den Ton eines solchen Stengels, falls derselbe sehr kurz ist, um eine Quart bis eine Quint erhöhen.

Hierauf folgt die Erklärung der Vorgänge an diesem akustischen Apparat. Mit Recht führt Savart die Entstehung des Tones zurück auf die Bewegung der elastischen Lippen des Stengels, die durch ihre jedesmalige Oeffnung die Luft verdichten und sie unter gleichzeitigen und gleich schnell erfolgenden Erschütterungen der elastischen Wand zum Tönen bringen. Trotz dieser Auseinandersetzung, welche den Kehlkopf der Vögel auf das Klarste zu einer (und zwar membranösen) Zungenpfeife stempelt, fährt er fort, dass er ihn dafür nicht halten könne, weil man, in den Kehlkopf eines Singvogels blasend, eine Reihe von verschieden hohen Tönen erhält, während die Zungen — er denkt dabei an die schweren Metallzungen der Orgelpfeifen — ihren Ton kaum ändern mit der verschiedenen Stärke des Anblasens. Dieser Schluss ist um so befremdlicher, als er an seinem Kinderspielzeug, einem offenbaren Zungeninstrument, durch verstärktes Anblasen den Ton um 4—5 Stufen in die Höhe treiben konnte.

Er versucht nun den Kehlkopf der Vögel künstlich nachzuahmen, indem er quer über ein Rohr ein dünnes elastisches Häutchen spannt und durch das Rohr bläst. Je nach der Spannung des Häutchens und der Stärke des Anblasens erhält er verschieden hohe Töne, und am Ende all dieser Versuche wird der Kehlkopf der Vögel doch als eine Pfeife hingestellt, deren Wände membranös sind, und die deshalb gewisse Eigenthümlichkeiten darbietet, gegenüber einer anderen, deren Wände aus festem Material bestehen. Nur der Kehlkopf der Singvögel, die eine sehr ausgebildete Membrana tympani interna haben, wird nicht unter die Pfeifen rubricirt, sondern den primären Erschütterungen dieser Membran das Hauptgewicht beigelegt.

Nach diesen Auseinandersetzungen haben wir nur noch die Meinung Joh. Müller's zuzufügen, welcher den Stimmenapparat der meisten Vögel (Gänse, Enten, Hühner, Krähen) als eine membranöse Zungenpfeife ansieht, mit dem Bemerken jedoch, dass in den Kehlen vieler kleiner Singvögel vielleicht auch Pfeiftöne gebildet werden, die mit Membrantönen nichts zu schaffen haben. Es lässt sich diese Behauptung, so allgemein

ausgesprochen, natürlich nicht widerlegen, nur ist hinzuzufügen, dass viele Töne, welche ganz wie die einer Pfeife oder Flöte klingen, dennoch den Schwingungen einer membranösen Zunge ihr Entstehen verdanken. Die ungemeine Kleinheit und Zartheit dieser Zungen auf der einen und die Kraft und Gewandtheit auf der anderen Seite, mit der sie in Schwingungen versetzt werden, erklärt diese Klangfarbe. Auch ist es bekannt, dass man ganz ähnliche Töne, die nur Pfeiftönen gleichen, aber keine sind, erhalten kann, wenn man, wie das Joh. Müller anempfiehlt, über eine schräg abgeschliffene Glasröhre ein zartes Häutchen spannt und durch die Röhre von der anderen Seite bläst. Selbst wenn das Häutchen nicht einmal die Hälfte der Oeffnung bedeckt, erhält man feine, pfeifende, zwitschernde Töne, die noch gellender gemacht werden können, wenn man ein kleines Resonanzrohr über das erste Röhrchen stülpt. Diese Töne kommen aber nicht durch primäre Lufterschütterung zu Stande, wie etwa in einer Flöte oder Pfeife; denn die Länge des Röhrchens, an dem die Membran befestigt ist, ist von ganz untergeordneter Bedeutung für die Höhe des Tones, entscheidend ist nur die Spannung und Art der Membran und die Stärke des Luftstromes.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass auch die kleinen Apparate aus Birkenrinde, mit denen man täuschend die Stimmen vieler Singvögel nachahmen kann, immer nur tönen in Folge eines zarten Blättchens, welches feucht wird und nach Art einer Zunge schwingt.

Ich glaube daher, dass nur mit sehr geringen Ausnahmen die Stimme der Vögel auf ganz demselben Principe beruht, wie diejenige der Säugethiere; hier wie dort sind die Stimmapparate membranöse Zungenpfeifen, keine Flötenpfeifen, auf die jedoch wegen der Kleinheit der Stimmbänder, der bedeutenden Kraft des Luftdruckes und der festen elastischen Beschaffenheit des Ansatzrohres letzteres auch tonerhöhend oder -vertiefend wirkt, was beim Menschen bekanntlich nicht der Fall.

Erwähnenswerth scheint mir noch, dass, obwohl die meisten Vögel zwei Kehlköpfe haben, die durch zwei besondere Röhren (die Bronchi) angesprochen werden, sie zu gleicher Zeit doch immer nur einen Ton, nie zwei Töne auf einmal erzeugen oder, wie es scheint, erzeugen können. Dies liegt einmal in dem einfachen resistenten Ansatzrohre und zweitens in der directen oder indirecten Vereinigung der beiden Membranae tympani internae. Tritt daher eine Luftverdichtung in der Trachea ein, so werden beide Membranae tympani zu gleicher Zeit nach abwärts getrieben; denn sie sind ungemein leicht und die Bewegung der einen überträgt sich leicht auf die andere. Wahrscheinlich aber müssen die Vögel ihre beiden Kehlköpfe — namentlich wenn sie in den Bronchien sitzen und ganz und gar von einander getrennt sind — in gleichmässiger Weise einstellen, wenn nicht zwei verschiedene Töne zu gleicher Zeit auftreten sollen. Letzteres beobachtet man übrigens an unseren Hausvögeln (Gänsen, Enten etc.) nicht sogar selten. Das oft laute, widerliche Geschrei derselben erweist sich bei genauem Zuhören als aus zwei nahe gelegenen, dissonanten Tönen zusammengesetzt.

## III. Die Stimme der Amphibien.

Die Stimme der Amphibien ist von geringerem Interesse, weil sie sich einmal nur bei wenigen Repräsentanten dieser Gattung vorfindet und, wo sie auftritt, einfachen Apparaten ihre Entstehung verdankt.

Ueber die Stimmen der Schildkröten ist wenig bekannt, nach den Einen sollen sie pfeifende Töne erzeugen, nach Anderen Laute, die einem tiefen Seufzer ähnlich sind.[1]

Die Schlangen sind stumm, wenn wir von dem eigenthümlichen zischelnden Geräusch absehen, welches sie in der Erregung erzeugen, indem sie dabei ihre Zunge weit hervorstrecken, oder von dem Klappern der Klapperschlange, das bekanntlich durch die Klapper an dem Ende ihres Schwanzes erzeugt wird und als Stimme nicht bezeichnet werden kann.

Anders bei den Krokodilen. Obwohl man von den in zoologischen Gärten aufbewahrten Exemplaren kaum je einen Laut hört, ist es doch allgemein bekannt, dass die Stimmen der Krokodile eine ungemein kräftige, durchdringende, schreiende ist.

Auch der Kehlkopf dieser Thiere bietet einige Besonderheiten dar. Derselbe ist nämlich ein niedriger, knorpliger Ring, dem Schild- und Ringknorpel der Säugethiere analog, der vorn und an den Seiten höher ist als hinten, und in seinem Inneren ein Paar eigenthümliche Knorpelleisten zeigt. Diese letzteren paarigen Knorpelstücke, von Gegenbaur Stellknorpel genannt, und der Cartilago arytaenoidea der höheren Thiere entsprechend, finden sich regelmässig bei den Amphibien, auch denjenigen, die ein besonderes Kehlkopfgerüst nicht besitzen. Dann liegen sie an dem Eingang zu den Respirationsorganen und können durch ihre gegenseitige Annäherung oder Entfernung die Communication der Luft mit den Lungen beliebig verändern. Bei dem Krokodile sind sie der Länge nach von vorn nach hinten in dem knorpligen Ringe ausgespannt und vorn und hinten eingelenkt, so dass sie sich einigermassen frei bewegen können. Ihr medialer Rand ist membranös und geht in eine ziemlich dicke Lippe über, welche das Stimmband darstellt.[2] Bläst man sie an, so erhält man hohe Töne, den Fisteltönen des Menschen ähnlich. Sobald die Stimme ertönt, gerathen sie in Schwingungen und schlagen wahrscheinlich aneinander, wodurch die an und für sich ziemlich tiefe Stimme etwas Rauhes, Brummendes, Widerwärtiges erhält. Junge Alligatoren hingegen, deren Stimmritze klein und deren Stellknorpel noch wenig entwickelt sind, stossen, wenn sie aus dem Ei kriechen, durchdringende, gellende Schreie aus.[3]

Der Kehlkopf der Eidechsen (Saurier) ist dem der Krokodile nicht unähnlich, ein ringförmiger Grundknorpel, der nicht selten

---

1 M. Edwards, p. 633.

2 Siehe Henle, Taf. V. Fig. 1—14.

3 A. v. Humboldt, Beob. aus der Zoologie und vergl. Anatomie in Mayer's Analekten I. S. 11.

in mehrere Stücke zerfällt, sowie die paarigen Stellknorpel finden sich hier wie dort. Feine vorspringende Membranen, in denen die kleinen Stellknorpel liegen, treten als Stimmbänder auf und erklären die hohe Stimmlage jener Thiere, wenigstens der kleinen Exemplare, die bei uns leben. Viele unter ihnen sind ganz stimmlos, weil sie keine Stimmbänder haben.

Von grösserem Interesse ist wieder der Stimmapparat der Lurche, insonderheit der ungeschwänzten, während derjenige der phylogenetich viel niedriger stehenden geschwänzten äusserst primitiv ist.

Der des Wassermolches (Triton cristatus) beispielsweise stellt ein kleines, knorpliges Gehäuse dar, welches nach unten unmittelbar in die Lunge sich fortsetzt und nach oben zwei kleine Stellknorpel trägt, die zum Theil mit den Stimmbändern verwachsen, den Eingang des Kehlkopfes bilden und die Stimme erzeugen. Ihre Muskeln sind so angeordnet, dass man mit Leichtigkeit einen Sphinkter, den Stimmmuskel und zwei Oeffner (Dilatatoren) erkennen kann.

Die Stimmapparate der ungeschwänzten Lurche hingegen sind durchweg höher entwickelt und geeignet, eine laute Stimme zu erzeugen, zumal neben den eigentlichen stimmbildenden Apparaten sich noch resonatorische befinden, welche zur Verstärkung der Stimme wesentlich beitragen. So ist es bekannt, dass die männlichen Exemplare unseres grünen Wasserfrosches, sobald sie laut quaken, zwei grosse, seitliche Blasen auftreiben, welche mit dem hinteren Theil des Mundes durch eine kleine Oeffnung in Verbindung stehen, dass ferner der Laubfrosch eine mittlere unpaare, sehr grosse Blase unterhalb des Unterkiefers auftreibt, die ebenfalls dem Zwecke der Resonanz und Stimmverstärkung dient.

Diejenigen ungeschwänzten Lurche, welche jene Apparate nicht besitzen, haben keine so laute Stimme, sind aber nicht, wie vielfach behauptet wird, völlig stimmlos. So die Weibchen der beiden genannten Arten, einige Kröten, Unken u. s. w. Indem jene Schallblasen, welche Muskeln in ihren Wandungen haben, grosse Quantitäten Luft fassen, begreift man, dass viele von diesen Thieren so lange Zeit hindurch selbst auch unter Wasser ihre Stimme kräftig können erschallen lassen.

Der Kehlkopf der Anuren, beispielsweise derjenige des Frosches, ist ziemlich einfach. Das Gerüst desselben bildet ein rundlicher, sehr niedriger, ringförmiger Knorpel, der sich nach unten in das Rudiment des Laryngo-Trachealknorpels fortsetzt, an seinem oberen Rande aber zwei verhältnissmässig grosse paarige Knorpelstücke, die Stellknorpel, trägt, welche nach innen concav, nach aussen convex sind und ausserdem auf ihrer Spitze noch je ein kleines keilförmiges Knorpelstückchen, den Santorinischen Knorpel, tragen. Diese letzteren alle sind eingeschlossen in

die Substanz des Stimmbandes, dessen medialer Rand aus elastischem Gewebe besteht.[1]

Unterhalb dieser oberen wahren Stimmbänder bemerkt man noch zwei kleine Schleimhautvorsprünge, die aber für die Stimmbildung von keiner Bedeutung sein dürften.

Die verhältnissmässig tiefe Stimme, welche diese Thiere haben und die bei der Kleinheit der Stimmapparate auffallen muss, liegt offenbar in der geringen Spannung und relativ bedeutenden Dicke der Stimmbänder, sowie in ihrem nicht unbeträchtlichen Gewichte, welches durch die eingelagerten Knorpelstücke vermehrt wird.

Eine besondere Erwähnung verdient noch der Kehlkopf der Pipen. Er stellt eine knorplige Lade dar, in deren Innerem zwei knorplige (beim Männchen verknöcherte) lange Stäbe von vorn nach hinten liegen. Sie sind so lang, wie die Lade selbst und an ihrem vorderen (beziehungsweise oberen) Ende befestigt, während ihr hinteres (unteres) frei ist und gerade über der Einmündung eines jeden Bronchus in die Lade zu liegen kommt. Sie gleichen also durchaus den Zungen einer Harmonika und geben, mit einem Röhrchen angeblasen, einen tiefen, brummenden Ton von sich.

## IV. Die Stimme der Fische.

Die meisten Fische sind bekanntlich stumm. Doch war es schon im Alterthum (Aristoteles[2]) bekannt, dass manche Fische sowohl ausserhalb ihres feuchten Elementes, als namentlich, wenn man sie aus dem Wasser herausnimmt, tiefe, brummende Töne von sich geben. Cuvier und Valenciennes[3], sowie Joh. Müller[4] forschten der Ursache dieser Töne nach; neuerdings haben Dufossé, ein französischer Marinearzt, und Moreau Untersuchungen über denselben Gegenstand angestellt. Die Resultate dieser Untersuchungen sind folgende.

Zunächst ist es sicher, dass die Ursache der Stimmen bei den verschiedenen Individuen eine durchaus verschiedene ist, indem ein-

---

1 Sehr übersichtliche und zierliche Präparate hiervon erhält man, wenn man den Kehlkopf in horizontale Schnittreihen zerlegt. Namentlich treten die Muskeln (der Sphinkter und die Dilatatoren, die sich an die Santorinischen Knorpel ansetzen) deutlich hervor.

2 Aristoteles, Historia animalium IV. 9. Die betreffende Stelle lautet übersetzt: „Auch die Fische sind stumm, denn sie haben weder Lunge noch Luftröhre oder Kehlkopf, doch geben diejenigen einige Geräusche von sich, von denen man sagt, dass sie Stimmen haben, wie Lyra und Chromis; denn diese stossen eine Art Grunzen aus; auch Kapros im Flusse Acheloos, ferner Chalkeus und Kokkys. Jener giebt ein Geräusch wie ein Schnurren, dieser aber einen Ton wie der Kuckuk, woher er auch den Namen hat, von sich. Alle erzeugen die scheinbare Stimme theils durch das Reiben der Kiemen, denn da sind dornige Stellen, theils aus den Theilen im Bauche, denn ein jeglicher von ihnen enthält Luft, durch deren Reibung und Bewegung sie die Töne hervorbringen.

3 Valenciennes, Histoire des poissons XV. p. 261.

4 Joh. Müller, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1852. S. 249. Ueber die Fische, welche Töne von sich geben und die Entstehung dieser Töne.

mal die Töne durch directe Erschütterung der Luft, das andere Mal durch Erzitterung fester Theile erzeugt werden.

Für die erste Art der Stimmenerzeugung ist der Schlammpeizger ein Beispiel. Wenn man einen Schlammpeizger fängt und ihn aus dem Wasser in die freie Luft hält, so hört man fast regelmässig ein ganz feines, hohes Piepen oder Quiken. Dieses Getön kommt offenbar dadurch zu Stande, dass das Thier Saugbewegungen mit seinen Lippen macht, geradeso wie es auch Saugbewegungen unter Wasser ausführt und sich an Steine und dergleichen ansaugt. Indem dabei die feinen Lippen als sehr kleine akustische Zungen wirken, bildet sich der hohe, quikende Ton, obwohl man, wie auch Joh. Müller angiebt, eine Bewegung jener Theile nicht beobachten kann. Unter Wasser habe ich Schlammpeizger nie quiken hören.

Ganz anderer Art ist das knarrende Geräusch, welches die sogenannten Knurrhähne (Trigla gurnardus) oder Flughähne (Dactylopterus volitans) von sich geben. Ueber die Stimme der ersteren äussert sich Joh. Müller folgendermassen: „Die lebende Trigla lag in einem Boote und ich hörte sie mehrere Male laut in der Luft knurren. Jedesmal beim Knurren schwoll der Vorderbauch seitlich hinter dem Schultergürtel an, und ich fühlte dort mit dem hinter dem Schultergürtel angelegten Finger beim Knurren einen Druck. Ich konnte durch die Bewegung der Kiemendeckel keinen Ton hervorbringen, weder an dem lebenden Fische, noch an dem todten. Bei der Section fand ich in der Schwimmblase Nichts vor, was die Entstehung von Tönen erklären könnte.“ Dufossé[1] hingegen, welcher die Tonhöhe der von jenen Thieren erzeugten Laute auf h' und d'' angiebt, ist der Ansicht, dass dieses Knurren ein Muskelton sei, bedingt durch eine mechanische Contraction der Intercostalmuskeln und verstärkt durch die Resonanz der benachbarten Schwimmblase. Letztere sei zur Erzeugung des Tones unbedingt nothwendig; denn während des Brummens kann man mit dem Finger ihre Erschütterungen fühlen. Das laute Brummen bleibt ganz aus, wenn man die Schwimmblase entfernt oder ihrer Luft beraubt, während ein geringes Schnurren in den Intercostalmuskeln gehört wird und der ganze übrige Körper sich ruhig verhält. Jegliches Getön aber hört auf, sobald man die Muskeln durch Zerschneiden ihrer Nerven vollständig lähmt.

Aehnlich steht es mit dem Flughahn, Dactylopterus volitans, einem bekannten Fische des Mittelmeeres. Joh. Müller beobachtete ein Exemplar in- und ausserhalb des Wassers und behauptet, dass er nicht (wie Aristoteles glaubte, der ihn Chelidon nennt) mit den Flügeln, sondern vermöge der Gelenke der Kiemendeckel tönt. Der Fisch gab nämlich, als er frei in der Hand gehalten wurde, das Knurren von sich, indem er jedesmal die Kiemendeckel weit aufsperrte; gerade in dem Augenblicke, als er die Bewegung machte, erfolgte der Ton. Der Fisch wurde unter Wasser gebracht, und auch jetzt gab er freiwillig auf dieselbe Weise, immer durch aufsperrende Bewegung der Kiemendeckel denselben knarrenden Ton von sich. Joh. Müller ist demnach nicht zweifelhaft, dass der Ton sowie, in den Angeln einer knarrenden Thüre, in dem Gelenke des

1 Dufossé, Ann. d. sc. nat. 5. sér. XXX.

Schläfenbeines am Schädel entsteht und die Schwimmblase dabei ganz unbetheiligt ist.

Anders einige neuere Forscher. Dufossé nimmt für den Flughahn denselben Mechanismus der Stimmenerzeugung an, wie beim Knurrhahn; M. Edwards legt das Hauptgewicht auf die Schwimmblase und die in ihr befindliche Luft, welche aus einer Abtheilung der Schwimmblase in eine andere durch einen Spalt getrieben werde und hierdurch töne, sowie auch das Gas in unseren Därmen, indem es enge Stellen passire, zu bekannten knurrenden Tönen Veranlassung gäbe. Moreau[1] vertritt dieselbe Ansicht, zumal er in der Schwimmblase einiger mit Stimme begabten Fische (Trigla hirundo und Zeus faber) einen queren Muskelapparat entdeckt hat, welcher die Schwimmblase in zwei Abtheilungen trennt. In der Mitte des Muskelringes befindet sich eine Oeffnung, die vergrössert oder verkleinert werden kann, wie die Pupille des Auges. Treibt das Thier die Luft durch diesen engen Spalt, so erzeugt es einen knarrenden oder grunzenden Ton, und reizt man künstlich die Nerven, welche zu jenen Muskeln gehen, so ist man im Stande, auch im todten Thiere ähnliche Töne zu erzeugen.

Einer ganz besonders wohlklingenden und selbst in ihrer Höhe wechselnden Stimme erfreuen sich die Umberfische (Sciaenoidei), die Maigres der Franzosen, welche, wenn sie in grösseren Schaaren vorhanden sind, eine unterseeische Musik machen, die selbst 20 Klafter tief erzeugt, doch auf der Oberfläche des Meeres deutlich gehört werden kann. Die Fischer legen, wie Duhamel[2] berichtet, das Ohr an den Rand des Schiffes, um sich nach diesem Brummen zu richten und den ungefähren Ort der Fische zu bestimmen; auch behaupten sie, dieselben durch Töne (Pfeifen) ohne Lockspeise anlocken und leicht fangen zu können.

Die Ursache dieser brummenden, singenden Töne, welche nicht selten denen einer entfernten Orgel gleichen sollen, verlegt man ebenfalls in die Schwimmblase.

Ich selbst habe keine eigenen Erfahrungen in dieser Angelegenheit und stelle der Uebersichtlichkeit halber nach den Untersuchungen von Joh. Müller die verschiedenen „Pisces vocales" zusammen.

Aus der Familie der Cataphracti die Gattungen Dactylopterus, Trigla, Cettus. Familie Sciaenoidei, Sciaena, Corvina, Otolithus, Prestispoma, Pogonias; Scomberoidei — Zeus; Pediculati — Batrachus; Gymnodontes — Orthragoriscus, Tetrodon und Diodon; Sclerodermi — Balistes; Siluroidei — Synodontis; Cyprinoidei — Cyprinus tinca und barbus und Cobitis.

## V. Die Stimme der Insekten.

Wir bezeichnen mit der Stimme der Insekten, geradeso wie wir es bei der Stimme der Fische gethan haben, die Fähigkeit jener Thiere, auf irgend eine Weise Töne zu erzeugen, vornehmlich, wenn jene Töne als Mittel zur gegenseitigen Verständigung angewendet

1 Moreau, Sur la voix des poissons. Compt. rend. 1864. IL. p. 436.
2 Duhamel, Traité des pêches II. Sect. VI. p. 138.

oder in Folge irgend welcher psychischer Erregung erzeugt werden. Die lediglich durch den Schlag der Flügel erzeugten Töne kann man daher mit dem Namen Stimme kaum belegen.

Unter den Schnabelkerfen in der Ordnung der Homoptera treffen wir sofort auf den classischen Vertreter der mit Stimme begabten Insekten, die Cicade. Ihr Chorgesang ertönt weithin, nach den Angaben des Capitän Hannock[1] eine ganze englische Meile weit; sie war beliebt bei den Alten[2] und ist es noch heut bei den Chinesen. Mit Stimme begabt sind nur die Männchen, die Weibchen sind stumm. Xenarchus[3] beglückwünscht jene deshalb mit den Worten:

*Εἶτ' εἰσὶν οἱ τέττιγες οὐκ εὐδαίμονες,*
*ὧν ταῖς γυναιξὶν οὐδ' ὁτιοῦν φωνῆς ἔνι;*

Ueber die Ursache des Gesanges haben Réaumur[4], Rösel[5] und in neuerer Zeit Landois[6], Paul Mayer[7] und Andere[8] Untersuchungen angestellt. Um sie zu verstehen, diene folgende kurze anatomische Auseinandersetzung. Auf der Unterseite des Metathorax der männlichen Cicaden liegen unter der Einlenkung der beiden Hinterbeine zwei lederartige, dunkel gefärbte Schuppen, jede etwa von der halben Breite des Leibes. Schlägt man sie nach oben zurück, so gewahrt man die membranöse Wandung des Singapparates, ein zartes, glashelles Häutchen, welches an trockenen Exemplaren in Regenbogenfarben schillert. Einen Einblick in den Apparat selbst aber verschafft man sich, wenn man die Cicade von der Rückenseite öffnet und ihn von unten und hinten her betrachtet, wie etwa das menschliche Zwerchfell von der Bauchhöhle aus. Indem ich betreffs der complicirten Einzelheiten, deren Verständniss man sich mit Hilfe guter Beschreibungen wohl nur durch eigene Untersuchungen verschaffen kann, auf die obigen Werke verweise, führe ich nur folgende wesentlichen Punkte an. Das erste, was, wie ich glaube, Jedem, der eine

---

1 Darwin, Abstammung des Menschen. übers. von Victor Carus. I. S. 313.

2 Anakreon besang sie folgendermassen (Anakreontis *συμποσιακὰ ἡμιάμβια* ed. Rose p. 34):

*Μακαρίζομέν σε, τέττιξ,*
*ὅτε δένδρεων ἐπ' ἄκρων*
*ὀλίγην δρόσον πεπωκὼς*
*βασιλεὺς ὅπως ἀείδεις.*
*σὰ γάρ ἐστι κεῖνα πάντα,*
*ὁπόσα βλέπεις ἐν ἀγροῖς,*
*ὁπόσ' αὖ φέρουσιν ὗλαι·*
*σὺ δὲ φίλτατος γεωργῶν,*
*ἀπὸ μηδενός τι βλάπτων,*
*σὺ δὲ τίμιος βροτοῖσιν,*
*θέρεος γλυκὺς προφήτης.*
*φιλέουσι μέν σε Μοῦσαι,*
*φιλέει δὲ Φοῖβος αὐτός,*
*λιγυρὴν δ' ἔδωκεν οἴμην.*
*τὸ δὲ γῆρας οὔ σε τείρει,*
*σοφὲ γηγενές, φίλυμνε·*
*ἀπαθής δ', ἀναιμόσαρκος*
*σχεδὸν εἶ θεοῖς ὅμοιος.*

3 Xenarchus, Fragmenta comicorum graecorum ed. Meineke III. p. 625.

4 Réaumur, Mémoire pour servir à l'histoire des Insectes V. partie I. Amsterdam 1745.

5 Rösel, Insectenbelustigungen. II. Theil. Verschiedene ausländische Sorten von Cicaden. Ein entzückendes Werk, gleich hervorragend durch die Kunst der Abbildungen wie die Naivität und Frische der Darstellung.

6 Landois, Ztschr. f. wiss. Zoologie XVII. S. 105, XXII. S. 348.

7 Paul Mayer, ebenda XXVIII. S. 79, woselbst auch die neuere ausländische Literatur verzeichnet.

8 M. Carlet, Ann. d. sc. nat. 1877. sér. 6. V.

Cicade zum ersten Male öffnet, auffallen muss, ist ihr, wie es scheint, ganz leerer Hinterleib.[1] Es ist derselbe also, weil mit Luft gefüllt und aus elastischem Chitin bestehend, ein vortrefflicher Resonator, eine Thatsache, worauf zuerst TARGIONI TOZZETTI [2] aufmerksam gemacht. Weiterhin fällt sofort (und nur an den singenden männlichen Exemplaren) ein Paar Muskeln auf, welche von einer beschränkten Stelle der Bauchseite entspringen und nach dem Rücken zu, in etwa einem rechten Winkel divergirend, sich mit je einer feinen Sehne an eine elastische Haut ansetzen, die ihrerseits fest mit der hinteren, seitlichen Wandung des Singapparates vereinigt ist. Wir haben also im Wesentlichen jederseits ein Kästchen vor uns, dessen eine elastische (membranöse) Wand mit der gegenüberliegenden festen durch einen Muskel verbunden ist. Denken wir uns nun den Muskel in schnell aufeinander folgende Zuckungen versetzt, so wird die elastische Wand in tönende Schwingungen gerathen und die gesammte elastische Umgebung (der Hinterkörper des Thieres mit seinen Lufträumen) kräftig mitschwingen.[3] Dass dies Alles in der That geschieht, beweist die unmittelbare Beobachtung der singenden Thiere und ein interessanter Versuch von MAYER, welcher den Singmuskel erst einseitig, dann doppelseitig durchschnitt und hierdurch eine Abschwächung, beziehungsweise ein Aufhören des Gesanges bewirkte.

Wir wenden uns zu der Stimme der übrigen Insekten, insonderheit der Zweiflügler und Hautflügler. Sie ist, wenn man dem gewöhnlichen Sprachgebrauche folgt, eine doppelte, einmal bedingt durch den raschen Flügelschlag jener Thiere und das andere Mal unabhängig von ihm und durch andere Bedingungen hervorgerufen. Der erstere, der Flugton der Insekten, zeigt bei denselben Individuen dieselbe Höhe; doch kann man beobachten, dass er ein wenig in seiner Tonhöhe schwankt. Eine Mücke, welche im Begriff steht, sich auf unsere Haut niederzulassen, summt etwas tiefer als im freien Fluge; eine ermüdete Fliege oder Biene tiefer als eine muntere, frische.

---

1 ANAKREON (s. S. 150) nennt sie ἀναιμόσαρκος.

2 TARGIONI TOZZETTI, Annuario scientifico ed industriale 1867.

3 Ein Modell von dem Singapparat der Cicaden verschafft man sich meiner Meinung nach einfach in der Weise, dass man über ein cylindrisches Glas eine Membran spannt und auf deren Mitte ein leichtes, beharztes Holzstäbchen klebt. Streicht man an diesem Holzstäbchen mit den Fingern, so tönt die Membran, indem die streichende, continuirliche Bewegung der Finger durch die Reibung (wie beim Fiedelbogen) in eine discontinuirliche und durch die Elasticität der Membran in eine periodische umgewandelt wird. Aehnliches gilt auch von dem Singmuskel der Cicade, der nicht nothwendig ebenso häufig sich zu contrahiren braucht, als die tönende Membran hin und her schwingt. — Auch die sogenannten „Waldteufel", die auf deutschen Weihnachtsmärkten ihre Stimmen hören lassen, sind ein gutes Beispiel dafür, wie man im Grossen nach demselben Princip Töne erzeugt, nach welchem die Cicade es im Kleinen thut. Die Waldteufel sind bekanntlich offene, kurze Cylinder aus Pappe, durch deren basale Wand ein Pferdehaar gezogen ist. Das Pferdehaar wird um einen befeuchteten runden Stab passend geschlungen und der ganze Cylinder um den Stab selbst gedreht. Je nach der Grösse und Beschaffenheit des Cylinders giebt das Spielzeug einen höheren (quarrenden) oder tieferen (brummenden) Ton. — Die entgegengesetzte Ansicht von LANDOIS, dass der Singapparat der Cicaden eine Zungenpfeife sei, findet weiter unten (S. 154) ihre Erledigung.

Die eigentliche Stimme jener Thiere, die gemeiniglich viel höher als ihr Flugton ist, ist einer Modulation fähig, und zwar in Bezug auf Tonhöhe wie Tonstärke. Die gemeine Schmeissfliege brummt die Töne des², d², c³, indem sie dieselben in einander schleift; die Honigbiene besitzt den grössten Tonumfang, sie brummt c³, cis³, d³, e³, f³ in der mannigfaltigsten Weise durcheinander (LANDOIS).

Die Ursache dieser Stimme liegt nach LANDOIS in kleinen membranösen Stimmbändern, welche quer vor gewisse Stigmata gespannt sind und durch den Exspirationsluftstrom zum Tönen gebracht werden. Wenn man nun aber liest, dass jene Stimmbänder z. B. bei der Brummfliege etwa 0,25 mm. lang und 0,16 mm. breit und 0,003 mm. dick sind, so ist es absolut unmöglich, dass so kleine und zarte Gebilde die eben genannten Töne durch eigene Schwingungen oder nach Art der Zungen erzeugen können.[1] Sicher ist nur, dass, während die Stimme des Insektes tönt, mit grosser Kraft Luft aus den Stigmaten heraustritt, welche den isolirten Thorax des Thieres, dem ausserdem Beine und Flügel abgeschnitten sind, in entgegengesetzter Richtung fortbewegt, und dass andererseits Verklebung der Stigmata mit Wachs oder Gummi arabicum die Stimme vernichtet. Die näheren Ursachen jedoch, welche die Stimme dieser Insekten bedingen, bin ich ausser Stande anzugeben, möchte jedoch die Muskeln des Thorax, deren rapide Zusammenziehungen den schnellen Schlag der Flügel erzeugen, wesentlich dafür verantwortlich machen, sei es nun, dass die Flügel wirklich bewegt werden oder, wie im vorgenannten Experimente, abgeschnitten sind. Dann bleiben immer noch die Fliegmuskeln im Thorax zurück und können durch rasch aufeinander folgende Contractionen, die sonst die Flügel in Bewegung setzten (denn eine ruhende Biene erzeugt meines Wissens nie einen Ton), die Wände des Thorax erzittern lassen und die Luft aus den Stigmaten heraustreiben. Dass deren Verschliessung die Stimme vernichtet, beweist Nichts für die LANDOIS'sche Annahme, da hierdurch der Athmungsprocess und die energische Muskelthätigkeit zu sehr gestört wird. Verklebung der Stigmata bei Cicaden hebt übrigens ihren Gesang nicht auf.[2]

Ganz verschieden von jeglicher Art der Stimmerzeugung und höchst eigenartig ist die Art und Weise, vermittelst deren einige G e r a d f l ü g l e r und K ä f e r zirpende oder quikende Töne erzeugen. Allen jenen Thieren kommen sogenannte S t r i d u l a t i o n s o r g a n e zu, d. h. Apparate, in denen 2 rauhe Körper gegen einander gerieben und dadurch zum Tönen gebracht werden, einigermassen ähnlich der Saite der Violine, wenn sie mit dem rauhen Bogen gestrichen wird.

Diese Stridulationsorgane, die auf das Genaueste und Sorgfältigste zuerst von LANDOIS untersucht und abgebildet worden sind, finden sich

---

1 Dasselbe gilt übrigens auch von der Cicade, an deren Singapparat LANDOIS ebenfalls Stimmbänder beschrieben, welche wie diejenigen des Kehlkopfes die aus den oben beschriebenen Hohlräumen des Körpers strömende Luft periodisch unterbrechen sollen.

2 LEPORI, Bulletino della società entomologica italiana I. 1869.

an verschiedenen Organen jener Thiere. Bei der gemeinen Feldheuschrecke (Stenobothrus pratorum), welche im Sommer auf allen Wiesen zu Hunderten musicirt, liegt die „Schrillleiste" (s. Fig. 55, s) an der inneren Oberfläche des Oberschenkels und dort zeigt das Mikroskop 85—93 zierliche, gleich weit von einander entfernte[1] Zähnchen von Lanzettform

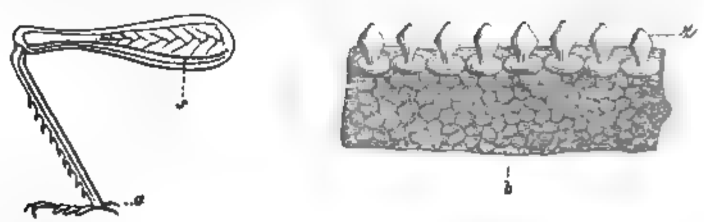


Fig. 55. Schrillleiste der Heuschrecke (a natürl. Grösse, b stark vergrössert) nach LANDOIS.

(z). Reibt das Thier jene Zähnchen gegen eine vorspringende Leiste der gleichseitigen Flügeldecke, so wird diese elastische Platte in tönende Schwingungen versetzt, die um so lauter sind, je freier die Flügeldecke in der Luft gehalten und je kräftiger sie gestrichen wird.

Bei den Grillen (Gryllus campestris) und Heimchen (Gryllus domesticus) ist jede der beiden Flügeldecken mit einer Schrillleiste versehen, und das Thier geigt einen Flügel mit dem anderen. Auf ähnliche Weise entsteht auch die Stimme vieler Käfer. Bei den Bockkäfern (Longicornia), indem der Prothorax mit seiner scharfen, inneren Randkante über eine Reibleiste des Mesothorax reibt, bei dem Todtengräber (Necrophorus) dadurch, dass an einer queren Chitinleiste der Flügeldecken eine Längsleiste feiner Rillen, die auf dem fünften Hinterleibsringe sitzen, auf- und abgeführt wird.

Unter den Schmetterlingen kommt nur dem Todtenkopf (Sphynx atropos) eine Stimme zu. Sie ist quikend und piepend und ertönt fast jedesmal, wenn man das Thier irgendwie belästigt, reizt oder betastet. Ihre Ursache zu erforschen haben sich RÉAUMUR[2], RÖSEL[3], PASSERINI[4], DUPONCHEL[5], RUDOLPH WAGNER[6], LANDOIS[7] u. A. bemüht, so dass dieses an und für sich wenig interessante Thier eine nicht unbedeutende Literatur aufzuweisen hat. Ohne hier auf die streitigen Punkte näher einzugehen, sei erwähnt, dass die Ansicht von RÉAUMUR und LANDOIS wohl die richtige ist, nach welchen das Piepen durch Reibung der rauhen Palpen an dem Rüssel erzeugt wird. Ein Hindurchblasen von Luft durch den Saugrüssel, — wie es RUDOLPH WAGNER und neuerdings MOSELEY[8] annimmt —, ist hierbei von keiner Bedeutung.

1 Bei den Exemplaren, die ich untersucht, fand ich in Uebereinstimmung mit GRABER (Ztschr. f. wiss. Zoologie XXII. S. 100) diese Zähnchen nicht so gleichmässig angeordnet, sondern an Grösse und Gestalt verschieden.

2 RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes II. Part. II. p. 51. Amsterdam 1737.

3 RÖSEL, Insektenbelustigungen III. 1755.

4 PASSERINI, Osservazioni sopra la Sphinx atropos. Pisa 1828.

5 DUPONCHEL, Ann. d. la soc. entomologique 1839. VIII.

6 RUDOLPH WAGNER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1836.

7 LANDOIS, l. c. p. 159.

8 MOSELEY, Nature VI. p. 151. London and Newyork 1872.

# DIE PHYSIOLOGIE DER SPRACHE.

## DIE ELEMENTE (LAUTE) DER SPRACHE.

### Ihre Eintheilung. (Vocale und Consonanten.)

Die Klänge und Geräusche, welche wir mit unseren Stimmorganen, sei es wesentlich im Kehlkopfe allein, sei es im Ansatzrohre oder in beiden zusammen, erzeugen, bilden die Elemente der Sprache; sie sind die Bausteine, aus denen sie aufgebaut wird und nehmen deshalb in erster Linie unsere Aufmerksamkeit in Anspruch.

Wir wenden uns zunächst zur Eintheilung der Sprachlaute und stossen sofort auf ein schwieriges Gebiet, indem fast jeder Lautphysiologe oder Sprachforscher andere Eintheilungsprincipien angewendet hat als seine Vorgänger oder Mitarbeiter.

Althergebracht ist die Eintheilung in Vocale und Consonanten und schon ARISTOTELES[1] sagt, dass die Vocale im Kehlkopfe mit Stimme, die Consonanten aber mit der Zunge und den Lippen erzeugt werden. Als Eintheilungsprincip tritt also hier auf sowohl der verschiedene Eindruck, den die Laute auf unser Ohr machen, wie auch die Art und der Ort ihrer Entstehung.

Nimmt man aber, wie es vielfach geschieht, bloss eines dieser Principien an, z. B. das erste akustische, so ereignet sich, dass Laute in eine Gruppe zusammengestellt werden, die zwar ähnlich klingen, aber doch einen sehr verschiedenen Bildungsmodus haben, und theilt man andererseits die Laute nur auf Grund ihrer Entstehung ein, beziehungsweise auf Grund der verschiedenen Mundstellungen, welche zu ihrer Entstehung nothwendig sind, so werden wiederum akustisch sehr ähnliche Laute künstlich von einander getrennt.

Jedes der beiden Principien hat eine gewisse Berechtigung. Von der grossen Menge wird wesentlich das akustische als das natürliche be-

---

1 ARISTOTELES, Historia animal. IV. Cap. 9.

trachtet; denn kein Mensch ist sich, wenn er nicht besonders darauf aufmerksam gemacht wird, bewusst, wie er seine Laute in der Sprache bildet, er fasst nur ihr Klangbild auf und ahmt es nach; wie er dabei die Lippen, die Zunge oder gar das Gaumensegel stellt und die Kehlkopfmuskeln zusammenzieht, davon hat er keine Ahnung.

Dieses akustische Princip ist daher auch bei der Bildung und Entwicklung der Sprache von hervorragender Bedeutung gewesen; nicht sowohl gleichartig oder ähnlich gebildete, als vielmehr ähnlich klingende Laute sind für einander eingetreten und haben zu Lautverschiebungen, Wortveränderungen und dergleichen geführt. Freilich ist dabei nicht ausser Acht zu lassen, dass auch die Bildung der einzelnen Laute, namentlich die Leichtigkeit und Bequemlichkeit, mit welcher sie ausgesprochen und in einander übergeführt werden können, von entscheidendem Einfluss gewesen ist und immer bleiben wird. Ausnahmsweise sind deshalb auch sehr verschieden klingende Laute, nur weil sie ähnlich gebildet werden, als gleichwerthig angesehen und mit einander verwechselt worden.

Kehren wir wiederum zu den Vocalen und Consonanten zurück, so ist die gewöhnliche Definition, dass erstere nur mit Stimme für sich allein, letztere nur in Verbindung mit den Vocalen ausgesprochen werden können, bekanntlich nicht richtig; denn viele Consonanten (m, n, l etc.) werden nur mit Stimme erzeugt und können beliebig lange allein für sich gesprochen werden und andererseits kann man auch in Flüsterstimme jeden beliebigen Vocal bilden.

Der wesentliche Unterschied jener beiden Lautgruppen liegt, wie THAUSING [1] und SIEVERS [2] richtig bemerken, nicht sowohl in ihrem Lautcharakter als in ihrer Function, in ihrer Verwendung bei der Sprache. Die Vocale sind meistentheils die Träger des Silbenklanges, namentlich in den Zeitmomenten, in denen er am stärksten ist, die Träger des Accentes, die Consonanten verbinden sich mit den Vocalen, Sonanten (THAUSING) und treten, auch wenn sie mit Stimmton erzeugt werden, zurück, sie tönen nur mit, sie sind selten die Träger des Accentes einer Silbe. Spreche ich beispielsweise das Wort „beritten" (berittn) aus, so tritt das n vocalisch auf, es trägt den Ton der letzten Silbe, sage ich hingegen „berittne", so wird das n ein Consonant, der Ton überträgt sich auf das letzte e.

Nichtsdestoweniger wollen wir bei der althergebrachten und bekannten Eintheilung der Vocale und Consonanten stehen bleiben und uns zunächst mit den Vocalen beschäftigen.

---

1 THAUSING, Das natürliche Lautsystem S. 97. Leipzig 1863.
2 SIEVERS, Grundzüge der Lautphysiologie S. 27. Leipzig 1876.

## SECHSTES CAPITEL.

# Die Vocale.

---

### I. Die Eintheilung der Vocale.

Es würde den Leser wenig interessiren, wollte ich an dieser Stelle alle oder auch nur den grössten Theil der verschiedenen Eintheilungsversuche der Vocale hersetzen. Es genüge daher Folgendes:

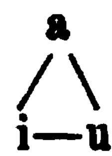
Kempelen[1] theilte die Vocale genetisch ein, indem er einerseits die Grösse der Mundöffnung und andererseits die Grösse des Mundcanals (d. i. des zwischen Zunge und Gaumen liegenden Raumes), welche zur Bildung der verschiedenen Vocale nöthig sind, als Eintheilungsprincip verwendete. Denkt man sich die Oeffnung des Mundes der Grösse nach in fünf Grade getheilt, so wird

beim Grad 1, d. i. der geringsten Mundöffnung hervorgebracht, U,<br>
2, „ einer geringen „ „ O,<br>
3, „ einer mittleren „ „ J,<br>
4, „ der grössten „ „ E.

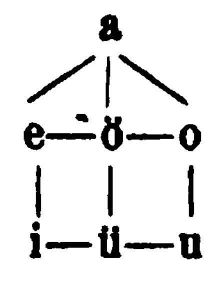
Andererseits

bei Grad 1 des Mundcanales J,<br>
2 „ „ E,<br>
3 „ „ A,<br>
4 „ „ O,<br>
5 „ „ U,

Als die Grundpfeiler der Vocale, d. h. als die auf unser Gehör den verschiedensten Eindruck hervorrufenden Klänge, welche allein die hieroglyphische, indische, althebräische und gothische Schrift kannte, treten uns entgegen i, a, u, die von Lepsius[2] passend in folgender Form angeordnet werden:




wodurch angedeutet, dass zwischen je zweien dieser Laute Uebergänge existiren. Hiernach gestaltet sich das Schema folgendermassen:




---

1 Ueber akustische Eigenschaften, die er an ihnen beobachtete, siehe [illegible] Theorie der Vocale.

2 Lepsius, Das allgemeine linguistische Alphabet. Berlin 1855 und Sta[illegible] Alphabet II. London and Berlin 1863.

Viele betrachten das A als den Grundvocal, so STELLWAG[1], DU BOIS-REYMOND[2] der Aeltere in seinen ersten Arbeiten, THAUSING[3] u. A., und lassen die übrigen Vocale aus ihm hervorgehen. Es hat dies insofern eine gewisse Berechtigung, als das A in der That der wohl am wenigsten veränderte Stimmklang des Kehlkopfes ist, und ein weit geöffnetes Ansatzrohr verlangt.

Berücksichtigt man jedoch bei den Vocalen, insofern sie Sprachlaute sind, nicht bloss den akustischen Effect, sondern auch ihre Genese, die Art ihrer Entstehung und Bildung, so gelangt man durch folgende Betrachtung zu einem natürlichen, genetischen und zugleich akustischen Eintheilungsprincip. Der jeweilige Klangcharakter der Vocale wird bedingt, wie dies bereits KEMPELEN angedeutet, sowohl durch die verschiedene Grösse der Mundöffnung für sich, wie die des Mundcanals für sich, wie durch beides zusammen. Lässt man daher die Stimme ertönen, indem man bei tiefer Lage der abgeplatteten Zunge die Lippen erst wenig, dann immer mehr öffnet, so geht der zuerst gebildete Vocal U in den Vocal A über; das Umgekehrte geschieht, wenn man bei geöffnetem Kiefer die zuerst weit von einander abstehenden Lippen allmählich nähert, ohne die Stellung der Zunge, des Kiefers oder des Kehlkopfes irgendwie zu verändern.[4] Wir gelangen also zur A, O, U Reihe lediglich durch Veränderung der Lippenstellung oder der Mundöffnung. Bringen wir jetzt wiederum A bei mässig weitem Munde hervor und lassen die Mundöffnung so wie sie ist bestehen, heben aber allmählich die Zunge von hinten her höher an den harten Gaumen heran, so gelangen wir zu der Vocalreihe A, Ä, E, J.

Nun können aber beide Veränderungen combinirt werden, d. h. wir können zugleich die Lippen für ein U (oder einen Laut der A, O, U Reihe) und die Zunge für ein J (oder einen Laut der A, E, J Reihe) einstellen und erhalten unser Ü, Ö oder einen ähnlichen Zwischenlaut.[5]

---

1 STELLWAG sagt in seiner Dissertation De formatione loquelae. Tübingen 1780: Princeps vocalium reliquarum basis vel in scala positarum centrum est a; ex hac duplex ascendit scala in gradus extremos i et u terminata.

2 DU BOIS-REYMOND, Kadmus oder allgemeine Alphabetik. Berlin 1862.

3 THAUSING, Das natürliche Lautsystem. Leipzig 1863. THAUSING lässt die verschiedenen Vocale durch „Verdumpfung" des A entstehen. GRIMM nennt das A die Quelle und die Mitte aller Laute.

4 Die verschiedene Stellung des Kehlkopfes bei Hervorbringung der verschiedenen Vocale ist insofern von geringer Bedeutung, als man alle Vocale bei gleich hohem Stande des Kehlkopfes deutlich hervorbringen kann. Dass dies freilich in der Regel nicht geschieht, ist allgemein bekannt (siehe unten S. 158 ff.).

5 Die von manchen Autoren, namentlich von Sprachforschern (LEPSIUS, WIEDEMANN, SIEVERS etc.) ausgesprochene Ansicht, dass zwischen i und u nicht bloss ein, sondern zwei genetisch verschiedene Laute liegen, verdient hier noch erwähnt zu werden. LEPSIUS stellt die Sache folgendermassen dar: das ü, der Mittel-

Diese soeben besprochene, nur auf die Genese der Vocale Rücksicht nehmende Eintheilung hat aber nebenbei noch den Vortheil, dass die **genetisch** verschiedenen Vocalgruppen es auch **akustisch** sind. Es hat nämlich Purkině zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass bei der A, E, J Reihe ein sogenannter „Kehlraum“ (przestworze gardła) entsteht, d. h. ein grösserer Hohlraum zwischen Kehlkopf, hinterer Rachenwand, Gaumensegel und Zungenwurzel sich bildet, der dann, wie die classischen Untersuchungen von Helmholtz gezeigt, den so gebildeten Lauten ein bestimmtes akustisches Gepräge verleiht.

## II. Die Bildung der Vocale.

### *1. Die U, O, A Reihe.*

#### U.

Wir beginnen am besten an der einen äussersten Grenze der Vocale, dem U. Dasselbe wird bekanntlich dadurch gebildet, dass wir das Ansatzrohr gross und geräumig machen und seine Ausgangsöffnung möglichst verengen. Dies geschieht, indem 1) der Kehlkopf abwärts steigt oder von seiner Indifferenzlage aus gerechnet (d. i. die Lage, die er beim ruhigen Athmen einnimmt) sich nur wenig erhebt, und indem 2) die Lippen so nach vorwärts bewegt werden, dass nur eine kleine, rundliche Oeffnung zwischen ihnen bestehen bleibt. Dadurch wird der Binnenraum der Mundhöhle zum Resonanzraum für tiefe Töne umgebildet, die um so tiefer werden, je mehr sich die Lippenöffnung verkleinert.

Diese Grösse und Geräumigkeit des Ansatzrohres ist wesentlich für die Bildung des U. Alles was sie stört, hebt sofort den charakteristischen Vocalklang auf; eine geringfügige Erweiterung der Lippenöffnung, ein sehr hoher Stand des Kehlkopfes, erschweren oder machen die Bildung des U unmöglich. Es gleicht demnach beim U das Ansatzrohr einer rundlichen Flasche ohne Hals, mit zwei diametralen Oeffnungen, von denen die Ausgangsöffnung zwischen den

laut zwischen u und i, entsteht, indem die Lippen u und die Zunge i articulirt; nun kann auch umgekehrt die Zunge u und die Lippen i articuliren; es muss auf diese Weise ein zweiter Mittellaut zwischen u und i entstehen. Obwohl von den genannten Sprachforschern (siehe unten) dergleichen Laute als gewissen Völkern eigenthümlich beschrieben werden, so muss ich doch dagegen bemerken, dass man unser ü einem derartigen Zwischenvocale nicht gleichstellen darf. Unser ü steht auch **akustisch** zwischen u und i; ein derartiger Zwischenvocal kann dies aber nicht; denn die Lippenarticulation allein charakterisirt niemals ein i. Ist der Mundraum für ein u eingestellt, so mag man die Lippen breit ziehen, wie man will, niemals entsteht ein i oder i artiger Vocal. Klingt also der betreffende Zwischenvocal einem ü oder i ähnlich, dann articulirt sicher die Zunge kein u.

Lippen eng, die Eingangsöffnung dagegen, da die Zunge platt auf dem Boden der Mundhöhle liegt und nur in ihren hinteren Partieen zum Gaumen emporgehoben ist, mässig weit ist. (Siehe Fig. 56, die MERKEL's Laletik entlehnt ist.) Sonst ist die Höhlung rings geschlossen, da auch das Gaumensegel den Nasenraum vom Munde absperrt.[1]

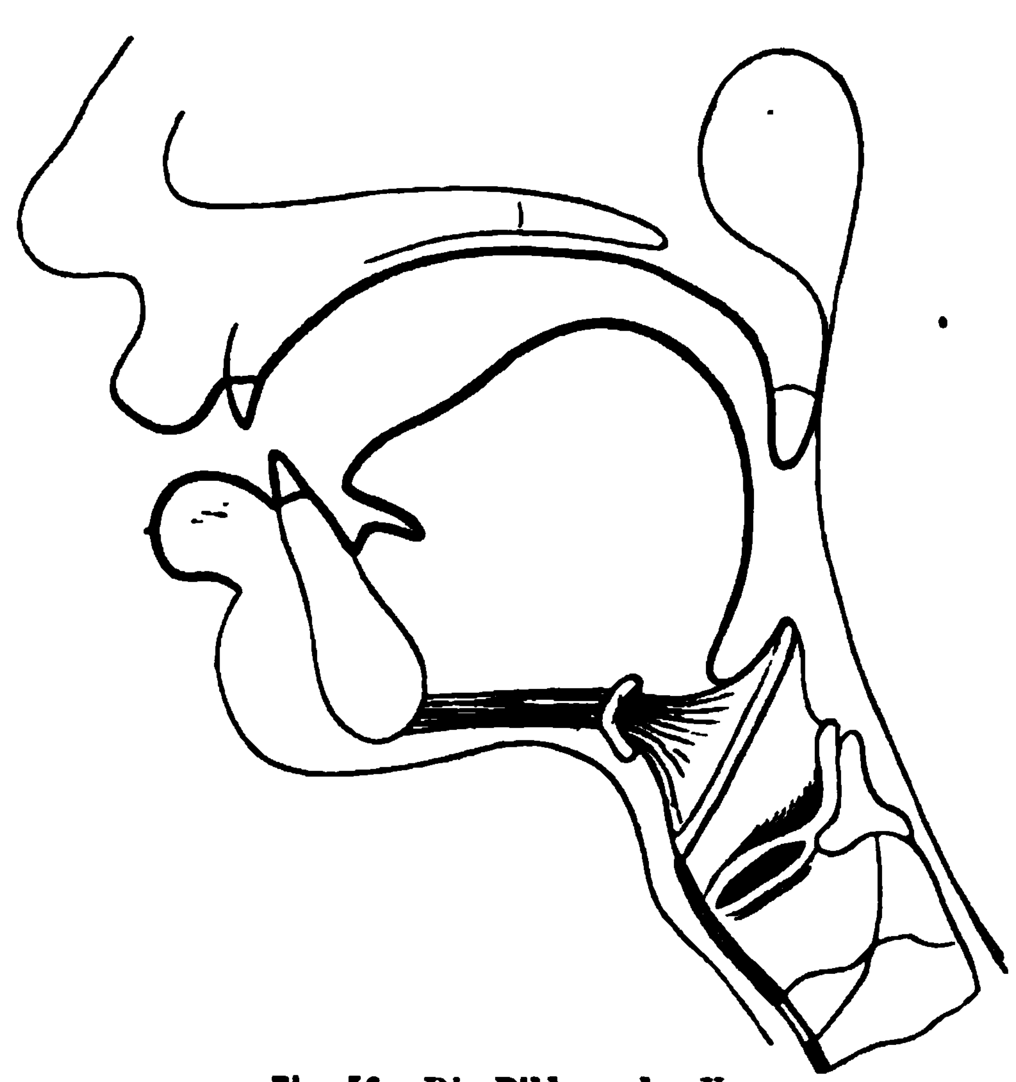


Fig. 56. Die Bildung des U.

Der Eigenton solcher Hohlräume ist wie gesagt um so tiefer, je geräumiger sie sind und je kleinere Ausgangsöffnungen sie darbieten. Nach HELMHOLTZ ist aber der Eigenton der Mundhöhle eines jeglichen (grossen oder kleinen) Individuums, sobald es ein dumpfes, deutliches U spricht, immer derselbe, er ist f. Die kleineren Mundhöhlen der Frauen und Kinder müssen demnach durch Verkleinerung der Lippenöffnung ersetzen, was ihnen an Grösse abgeht, um ebenfalls auf f gestimmt zu werden.[2]

Es ist, wie HELMHOLTZ ausführt, nicht leicht, sich von dieser Thatsache zu überzeugen. Das bekannteste, schon von WHEATSTONE angewendete Mittel, vor den Hohlraum, dessen Resonanz man untersuchen will, verschiedene, schwingende Stimmgabeln zu halten und den Ton der am stärksten tönenden als den Eigenton des Hohlraumes anzusehen, lässt hier im Stich, weil wegen der Kleinheit der Lippenöffnung die Resonanz desselben überhaupt äusserst schwach ist. Da hilft ein anderes Mittel aus. Wenn man vom c die Scala auf den Vocal u singt, so fühlt man, wie die Erschütterung der Luft im Munde und selbst an den Trommelfellen beider Ohren, wo sie Kitzel erregt, am heftigsten wird, sobald man bei f angelangt ist; steigt man höher, so hört die Erschütterung im Munde und das Kitzeln in den Ohren auf.

DONDERS[3], welcher zuerst erkannte, dass für jeden bestimmten Vocal seine Mundhöhle auf einen bestimmten Ton und nur auf diesen abgestimmt war, bediente sich folgenden Verfahrens. Er flüsterte die Vocale und war

1 Das dies nicht immer luftdicht, geschieht hat kürzlich PIENIAZEK gezeigt (siehe S. 125).

2 Auch die Beschaffenheit der Wandungen (ihre Weiche oder Härte) ist wohl von Bedeutung.

3 DONDERS, Arch. f. d. holländ. Beiträge f. Natur u. Heilk. I. S. 157. 1857. Streng genommen sind als die Entdecker dieser wichtigen Thatsache R. WILLIS (siehe weiter unten) und WHEATSTONE anzusehen. DONDERS entdeckte sie freilich von Neuem und bediente sich auch einer neuen Methode.

im Stande, die jedesmalige Tonhöhe der auf diese Weise entstehenden Geräusche genau zu bestimmen. Damit das flüsternde Geräusch deutlich den Charakter des U trage, ist es nach ihm nöthig, dass die Mundhöhle auf f', also eine Octave höher als nach HELMHOLTZ, oder einem dem f' nahe gelegenen Tone abgestimmt sei. Man hat einen grösseren Spielraum, ohne dass das Gehör eine Aenderung in dem Uklange bemerkt. Neuerdings hat DONDERS einen eigenen kleinen Apparat angegeben, der dazu bestimmt ist, die Mundhöhle geradezu wie eine Pfeife anzublasen und so ihren Eigenton zu finden. Der Apparat besteht aus einer Röhre, die in eine schmale Spalte endet und vor den Mund des Sprechers befestigt werden kann. Wird durch die Röhre ein Luftstrom geleitet, so hört man den Eigenton der Mundhöhle.

Uebrigens haben auch Andere nach DONDERS, z. B. KRÖNIG[1], sich der Flüsterstimme zur Feststellung der Tonhöhe bedient, auf die bei den verschiedenen Vocalen die Mundhöhle abgestimmt ist. Für das tiefste reine U, was KRÖNIG „flüsternd singen“ konnte, war seine Mundhöhle abgestimmt auf c', und nach KÖNIG, dem bekannten Pariser Akustiker und dem Meister in der Anfertigung akustischer Apparate, ist sie abgestimmt auf b.

Wir werden später bei der Theorie der Vocale auf den Grund dieser verschiedenen Angaben zurückkommen.

### O.

Das O vermittelt den Uebergang vom U zum A. Es wird in der einfachsten Weise gebildet, indem die Lippenöffnung, welche bei U sehr klein war, sich ein wenig erweitert, sei es, dass die Lippen allein sich von einander entfernen, sei es, dass, wie gewöhnlich, auch der Unterkiefer nach abwärts bewegt wird. Der Hohlraum wird daher nicht selten in seinem verticalen Durchmesser um ein Geringes vergrössert. Der Eigenton der Mundhöhle ist höher als beim U, er beträgt nach HELMHOLTZ b', nach DONDERS d'.

MERKEL[2] macht mit Recht darauf aufmerkam, dass wir im Deutschen das O, namentlich wenn es längere Zeit ausgehalten werden soll, sehr leicht in ein U oder einen dem U nahe liegenden Laut überführen.

### A.

Oeffnen wir den Mund immer mehr und mehr, so verschwindet sehr bald das O, wenn auch langsamer als das U, und macht zuerst einem A°, dann einem A Platz. Nun kann die Mundhöhle, sobald nur einmal der Aklang da ist, beliebig weit geöffnet werden, das A bleibt bestehen und ändert sich in seiner Klangfarbe so gut wie gar nicht.

1 KRÖNIG, Ann. d. Physik VII. S. 389. 1876.
2 MERKEL, Physiologie der menschl. Sprache (Laletik). Leipzig 1866.

Der Kehlkopf nimmt beim A eine mittlere Stellung ein, steht gewöhnlich etwas höher als beim U, und ist nach Brücke dem Zungenbeine genähert. Die Zunge liegt platt auf dem Boden der Mundhöhle und schiebt sich etwas nach hinten, so dass nach Merkel der Sinus glosso-epiglotticus in eine feine Spalte verwandelt und durch den gleichzeitig nach hinten geschobenen Kehldeckel der Einblick in den Kehlkopf erschwert ist (siehe Fig. 57). Die Gaumenklappe steht mässig hoch und schliesst nicht fest, lässt deshalb stets etwas Luft durch die Nase entweichen, ein Umstand, der dem A noch lange keinen nasalen Beiklang verschafft (siehe S. 123).

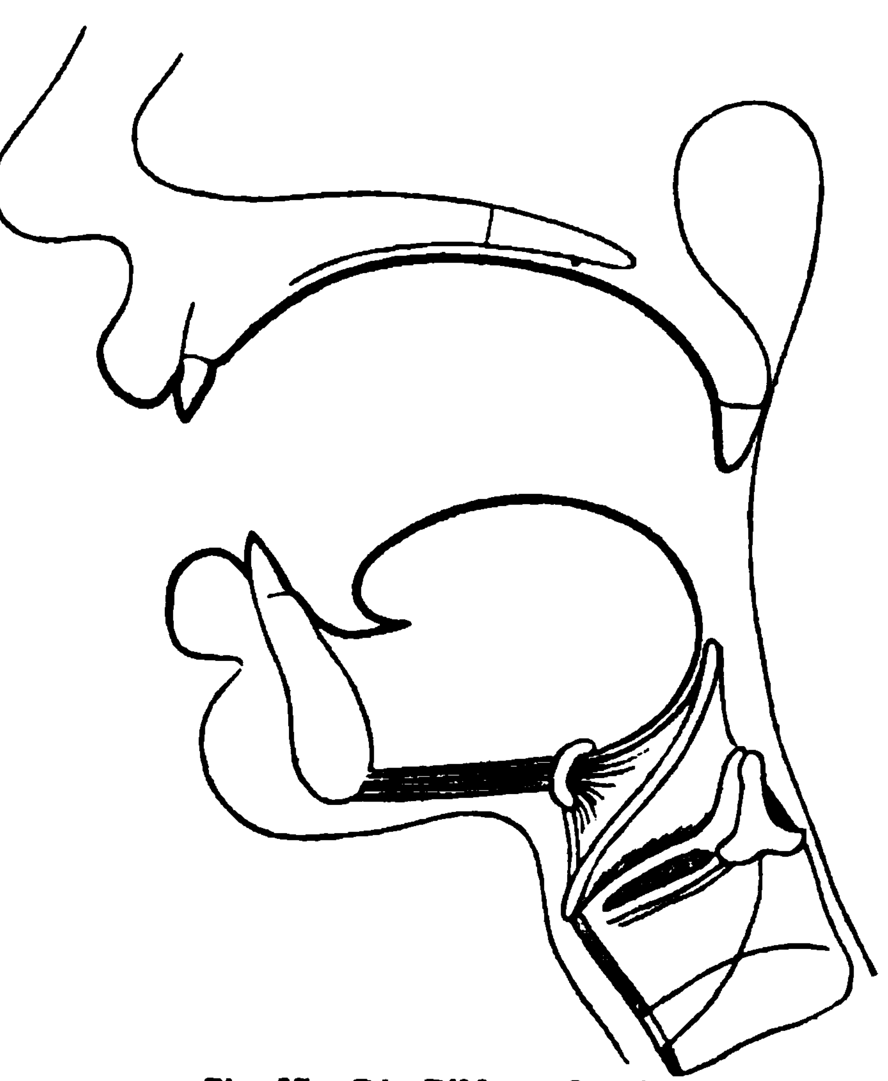


Fig. 57. Die Bildung des A.

Das Ansatzrohr gleicht beim A hiernach einem vorn offenen Trichter, dessen Eigenton nach Helmholtz eine Octave höher als beim O, also b″ ist, und beim scharfen A der Italiener und Engländer sogar bis d‴ in die Höhe steigt.

### 2. *Die A, E, J Gruppe.*

Wir gelangen zu einer zweiten Gruppe von Vocalen, die, so wie sie genetisch, auch akustisch gewisse Eigenthümlichkeiten darbieten.

Wie oben erwähnt, wies nämlich Purkiňe nach, dass bei der sogenannten J Artikulation der Zunge sich ein grosser Raum über dem Kehlkopfe, der sogenannte Kehlraum, bildet, der gelegen ist zwischen den hinteren Partieen der nach vorn und an den Gaumen gehobenen Zunge und der hinteren Rachenwand. An diesen Kehlraum, dessen Grösse bei den jetzt folgenden Vocalen von dem A nach dem J an Grösse zunimmt, schliesst sich nach vorn der Binnenraum der Mundhöhle an, der, weil die Zunge dem harten Gaumen ihrer ganzen Länge nach genähert ist, eine Spalte von wechselnder Höhe darstellt. Das Ansatzrohr gleicht also jetzt nicht einem einfachen bauchigen Hohlraum, sondern zwei an Gestalt sehr verschiedenen Hohlräumen, die mit einander zusammenhängen, wie der Hals einer Flasche mit ihrem Bauch.

### Ä.

Der erste in dieser Gruppe als sogenannter einfacher Vocal in unserer Sprache auftretende Vocal ist das E; ihm geht jedoch genetisch das Ä voraus. Spricht man bei mässig geöffnetem Munde ein A aus, so ist es leicht, im Spiegel die Bewegung der Zunge zu sehen, welche zur Äbildung nothwendig ist. Es geschieht weiter nichts, als dass durch Verschieben der hinteren Partieen der Zunge ein Kehlraum gebildet wird; dieser Kehlraum erweitert sich nach oben, denn das Gaumensegel hebt sich höher als beim A. Indem sich die Zunge nach vorn schiebt und dabei doch nicht aus dem Munde herausgestreckt wird (was übrigens den Äklang nicht alterirt), nähert sie sich nothwendigerweise in ihren vorderen Partieen dem harten Gaumen und bildet auf diese Weise den vorderen weiten Hals der Flasche, deren Körper der Kehlraum darstellt. Indess bekundet das Ä dadurch seine Verwandtschaft mit dem A, dass es auch bei sehr verschiedener Mundöffnung und bei wechselnder Höhe des vorderen Theiles des Ansatzrohres (d. i. des Raumes zwischen der Oberfläche der Zunge und dem harten Gaumen) gebildet werden kann.

In Folge dieser Anordnung der Mund- und Rachenorgane ist es gerade dieser Vocal, bei dessen Aussprache man einen guten Einblick in den Kehlkopf gewinnt; denn durch die nach vorn gezogene Zunge ist ein ausreichend grosser Kehlraum gebildet, und zugleich der Kehldeckel mit der Zunge nach vorn bewegt worden. Er erlaubt also einen viel freieren und besseren Einblick in den Kehlkopf als beim U oder A, und dies um so mehr, als sich zu gleicher Zeit der Kehldeckel selbst, wahrscheinlich durch seine eigene Musculatur activ aufgerichtet hat.

Nach HELMHOLTZ sind beim Ä die beiden Resonanzräume des Mundes abgestimmt, der hintere auf d″, der vordere auf g‴ bis as‴.

### E.

Von dem Ä gelangt man sehr leicht zum E. Ohne die Mundöffnung zu verändern, hat man nur nöthig den hinteren Theil der Zunge ein wenig mehr nach vorn zu schieben und sie in ihrer Totalität dem harten Gaumen zu nähern; hierdurch wird der Kehlraum, der Bauch der Flasche, etwas vergrössert, der Mundraum dagegen, ihr Hals, bedeutend verkleinert. Die Spitze der Zunge stemmt sich dabei, wie sie auch bei der Bildung des Ä gethan, an die mittleren Unterzähne, ihre Ränder legen sich an die Backzähne und die seitlichen Partieen des harten Gaumens in mässiger Ausdehnung an, so dass zwischen dem mittleren Theil der Zungenoberfläche und dem harten

Gaumen ein etwa 7—9 mm. hoher und 30 mm. breiter[1] Spalt bestehen bleibt. Der Kehlraum ist dabei abgestimmt auf f′, der vordere Resonanzraum auf b‴.

Es ist eigenthümlich, dass wir ein spitzes e (é) fast nie bis zu Ende rein aushalten, sondern sobald es zu verklingen anfängt, den Zungenrücken noch etwas heben und es in ein i überführen. Es mag dies vielleicht damit zusammenhängen, dass unsere Zunge je nach der Stärke, mit welcher der tönende Luftstrom sie niederzudrücken versucht, durch Muskelaction einen verschiedenen Widerstand entgegensetzen muss. Wird nun beim Auslauten des Vocales E der Luftdruck schwach und bleibt die Spannung der Zunge bestehen, so hebt sie sich naturgemäss, weil gegen ein geringeres Hinderniss ankämpfend, etwas höher, bildet ein J. Damit steht im Zusammenhange, dass wir für gewisse Laute (Ä, E) den Mund, beziehungsweise die Zunge nicht einstellen können, sobald wir nicht Luft (wenn auch nur die der Flüsterstimme) hindurchtreiben. (Helmholtz.)

## J.

Das J stellt das Ende der Vocale nach der einen Richtung, sowie das U dasselbe nach der anderen, dar. Seine Bildung ist der des E analog; die schon beim Uebergange von Ä nach E gemachten Bewegungen der Zunge werden fortgesetzt; d. h. der hintere Theil der Zunge rückt noch weiter nach vorn, der Kehlraum erreicht seine maximale Grösse, der Körper der Zunge hebt sich nahe an den harten Gaumen heran, so dass zwischen beiden nur eine enge Spalte übrig bleibt. Auch seitlich wird diese Spalte eingeengt, indem die Ränder der Zunge sich von hinten her an die lateralen Theile des harten Gaumens und die inneren Ränder der Oberzähne vom ersten Mahlzahn (oder Augenzahn) bis zum letzten Backzahn anschmiegen. Die Spitze der Zunge stemmt sich an die mittleren Unterzähne an. (S. Fig. 58).

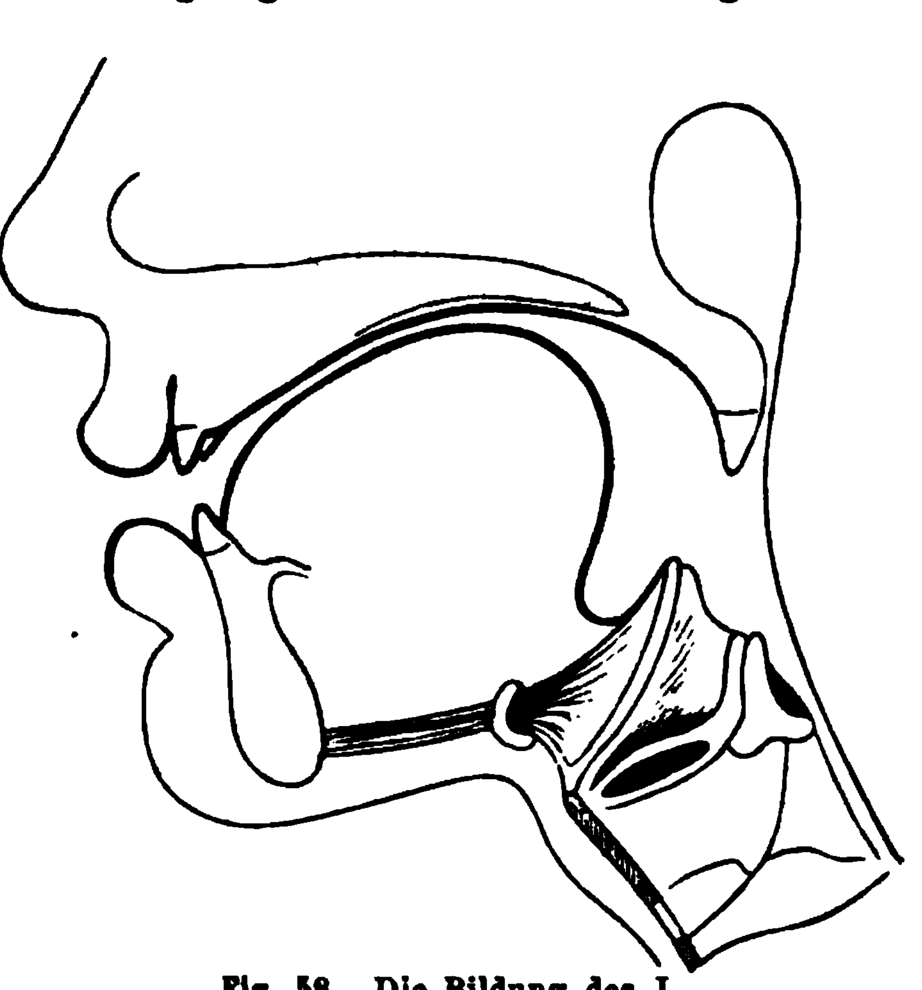


Fig. 58. Die Bildung des J.

[1] Dies habe ich in der Weise festgestellt, dass ich mir die Zungenoberfläche mit Carmintusche roth färbte und die Breite der nicht gefärbten Stelle des harten Gaumens ausmass (siehe unter Consonanten).

Der Kehlkopf steht beim J am höchsten, die Lippen müssen so zurückgezogen sein, dass sie den vorderen engen Canal des Ansatzrohres nicht verlängern. Das Gaumensegel ist beim J hoch gehoben und schliesst gewöhnlich Mund von Nase dicht ab.

Die Mundhöhle bildet demnach beim J eine Flasche mit grossem Körper und engem und langem Hals. Der Eigenton des Körpers ist nach HELMHOLTZ f, der des Halses d''''. Die Länge des engen Canals beträgt etwa 6 Ctm., und ein beiderseits offenes Röhrchen von dieser Länge angeblasen giebt in der That den ungemein nahen Ton e''''.

U und J sind die Grenzen der Vocale; bei ihnen sind denn auch die im Mundraume gebildeten Engen am kleinsten; beim U stehen die Lippen einander, beim J die Zunge dem Gaumen möglichst genähert. Ueberschreitet man diese Grenze, so verwischt sich immer mehr der Charakter der Klänge, der Vocale; die durch die Engen streichende Luft erzeugt Geräusche, die sich dem Stimmklang allzu bemerklich beimischen und die Vocale in Consonanten überführen, das U in das W der Engländer, das J in das vordere Ch (den Laut im Worte ich).

Mit dem Umstande, dass bei diesen Endgliedern der vocalischen Klänge bedeutend eingeengte Stellen des Ansatzrohres den freien Abfluss der schwingenden Luft hindern, hängt es zusammen, dass diese Vocale nicht so laut und frei gesungen und soweit verstanden werden können, wie diejenigen, bei denen der Mund frei geöffnet ist. Denn man muss sich erinnern, dass die Wandungen der Höhlen des Kopfes, die durch die Stimme erschüttert werden, sich nicht durch Elasticität auszeichnen, sondern im Gegentheil entweder aus feuchtem, unelastischem Gewebe bestehen oder wenigstens von demselben überzogen sind. Das U hat daher meistens einen dumpfen, matten Klang und wird nach den interessanten Untersuchungen von O. WOLF[1] in ruhiger Luft im Freien nur 280, das schärfere J 300 und das A über 360 Schritt weit gut verstanden und unterschieden.

Andererseits ist aber die Erschütterung der die oscillirende Luft verschliessenden Wandungen am grössten bei den Vocalen U und J und am geringsten beim A.

Verschliesst man sich daher mit den Fingern die Ohren, so summt bei U und J mächtig der Kopf, das A tönt wie von der Ferne. Diese Erschütterungen der Kopfknochen kann man auch mit Leichtigkeit fühlen, wenn man die Hand flach auf den Kopf legt. Sie ist am bedeutendsten bei J und Ü, geringer bei U, Ä, Ö und kaum zu fühlen bei A, eine Thatsache, die für den Taubstummenunterricht von Bedeutung ist. Wie ich mich überzeugt, lernen intelligente Taubstumme, wenn man mit abgewendetem Gesichte die verschiedenen Vocale spricht, dieselben durch Betastung des Kopfes unterscheiden.[2]

1 O. WOLF, Sprache und Ohr. Braunschweig 1871.

2 Meines Wissens machte hierauf auch zuerst der Taubstummenlehrer DEUTSCH in Wien aufmerksam. (Siehe BRÜCKE, Grundzüge etc. S. 24. 1876.)

## *3. Die Zwischenvocale.*

### A) Die Zwischen- (Vermittelungs-) Vocale zwischen u—i.

#### 1) Das Ü.

Wenn man ein U ausspricht und während dessen die Zunge in ihrem hinteren Abschnitte nach vorn schiebt, so dass ein Kehlraum gebildet wird und sie zu gleicher Zeit dem Gaumen nähert, also im Wesentlichen mit der U Artikulation der Lippen eine J Artikulation der Zunge verbindet, so wird eine Reihe von Vocalen erzeugt, welche sich dem J nähern, ohne es aber je zu erreichen. Als Repräsentanten dieser Laute betrachten wir das Ü.

Der Kehlkopf steht beim Ü gewöhnlich etwas tiefer als beim J. Der Raum der Mundhöhle zerfällt in den hinteren Kehlraum, der, seiner Grösse nach etwas kleiner als beim J und etwas grösser als beim E, etwa auf f abgestimmt ist, und in den vorderen engen Mundhöhlenraum, der durch die zugespitzten Lippen noch verlängert wird, und sich um etwa 2 Cm. länger erweist als beim J, also ca. 8 Cm. beträgt. Demgemäss ist sein Eigenton etwa um eine Quart tiefer als beim J. Eine vor den Mund gehaltene Stimmgabel klingt am lautesten, wenn ihr Ton zwischen g''' und as''' liegt.

#### 2) Das $J_{<}$ (Lepsius[1]), U (Sievers[2]).

Dieser Laut wird gebildet, indem die Lippen J und die Zunge U articulirt. Er soll nach jenen Autoren das harte J der slavonischen Sprachen, das ы (Yeri) der Russen sein.

### B) Die Vermittelungsvocale zwischen O—E.

#### 1) Das Ö.

Dieselbe Betrachtung, die wir soeben beim Uebergange vom U zum J angestellt, wiederholt sich in ähnlicher Weise bei dem zwischen O und E; indessen ist zu berücksichtigen, dass aus einem E durch alleinige Veränderung der Lippenartikulation, nie ein Ö sondern immer ein Ü wird. Damit wir durch alleinige Aenderung der Lippenstellung ein Ö erhalten, muss die Zunge vorher für ein Ä oder mindestens für ein breites E eingestellt sein. Das Ö ist also genetisch streng genommen ein Zwischenvocal zwischen Ä und O, nicht, wie es gewöhnlich heisst, zwischen E und O.

Hieraus ergiebt sich die Gestalt des Ansatzrohres von selbst. Es existirt ein kleiner Kehlraum wie beim Ä oder breiten E; derselbe

---

1 Lepsius, Standard alphabet p. 54.
2 Sievers, Grundzüge etc. S. 44.

geht nach vorn über in eine mässig weite Spalte, die zwischen dem harten Gaumen und den mittleren Theilen der Zunge gelegen ist und durch die vorgestülpten Lippen verlängert wird.

Der hintere Hohlraum ist auf f′, der vordere auf cis‴ abgestimmt.

2) Das $E_<$ (Lepsius), Ȯ (Sievers).

Kehrt sich wieder das Verhältniss um und schiebt sich also die Zunge nach hinten, so dass der Kehlraum verschwindet, wie beim O oder U, sind dagegen die Lippen in die Breite gezogen, wie beim E oder Ä, so erhalten wir, analog dem $J_<$ von Lepsius, jetzt den zweiten Vermittlungsvocal zwischen E und O, das $E_<$ von Lepsius. Dieser Laut findet sich nach Sievers in der esthnischen, nach Lepsius in der rumänischen Sprache vor.

### 4. *Der unbestimmte Vocal von Lepsius und die unvollkommene Bildung der Vocale.*

Lepsius [1] hat die Zahl der Vocale noch um einen vermehrt, indem er zu den von uns eben charakterisirten noch den sogenannten unbestimmten Vocal hinzufügte. Dieser stellt gewissermassen, wenn wir die Vocalklänge mit den Farbentönen vergleichen, ein neutrales Grau dar; keinem der Vocale soll er besonders ähnlich sein und sich von allen gleich sehr unterscheiden, sowie auch im neutralen Grau keine der Spectralfarben heraustreten darf. Nichtsdestoweniger scheint er am meisten dem kurzen Ö verwandt, wie es im Deutschen in lieben, Verstand; im Französischen in sabre, tenir, im Englischen in nation, but etc. gehört wird.

Wie aber Brücke in seinen bekannten Grundzügen scharfsinnig ausführt, ist man strenggenommen nicht berechtigt, von einem unbestimmten Vocale zu sprechen. Es zeigt sich vielmehr, dass er sich bei genauerer Betrachtung entweder in einen dem Ö, Ä oder O ähnlichen Laut auflöst, der uns vorzugsweise desshalb unbestimmt erscheint, weil er gewöhnlich kurz und ohne besonderen Accent angegeben wird. In Folge dessen bietet die Mundstellung, die für jeden Vocal bestimmend ist, gewissermassen nur eine Uebergangsperiode dar, die ebenso schnell vergeht, als sie aus einer anderen entstanden ist.

Mit dem unbestimmten Vocal einigermassen verwandt ist jeder sogenannte unvollkommen gebildete Vocal, bei dessen Bildung, wie Brücke sich ausdrückt, nicht alle Mittel in Gebrauch gezogen werden, welche die menschlichen Sprachwerkzeuge darbieten, um den Vocallaut deutlich unterscheidbar und klangvoll hervortreten zu lassen. Diese Bezeichnung ist aber eine durchaus relative; denn, wenn wir von den drei Grundvocalen A, I, U absehen, ist jeder der übrigen Vocale ebenso vollkommen gebildet, wie der andere. Es entscheidet da nur der Gebrauch, welche akustischen Eigenschaften wir eben dem einen oder anderen Zwischenvocal beilegen. Unvollkommen gebildet erscheinen uns Deutschen

1 Lepsius, Das linguistische Alphabet. Berlin 1855.

daher die meisten englischen Vocale, weil, wie Sievers mit Recht hervorhebt, die Lippen zu ihrer Bildung verhältnissmässig wenig herangezogen werden. Die Engländer könnten aber ebenso gut unsere Vocale als unvollkommen gebildete bezeichnen, weil wir für ihre Bildung zu viel thun. Um diese unbestimmte Bezeichnung zu vermeiden, schlägt daher Sievers vor, diese unvollkommene Bildung für jeden Fall genauer zu bezeichnen und beispielsweise von einer activen oder passiven Lippenarticulation zu sprechen, je nachdem bei der Bildung der Vocale die Lippen mit den Muskeln des Unterkiefers oder letztere wesentlich allein thätig sind u. s. f.

### 5. *Die nasalirten Vocale.*

Wie wir bereits bei Besprechung der Nasen- und näselnden Stimme ausgeführt, entsteht die letztere immer dann, wenn die Wandungen der Nasenhöhlen und die in ihnen eingeschlossene Luft entweder allein oder doch ausreichend stark mit der des Mundes zugleich in resonatorische Schwingungen versetzt wird. Die Stellung des Gaumensegels, welches einerseits mehr oder weniger die Communication dieser Höhlen vermittelt und andererseits entweder mehr die eine oder mehr die andere Höhle mit dem Raum über dem Kehlkopf in Verbindung setzt, entscheidet über die Stärke des Näselns.

Liskovius wendete zuerst das Vorhalten eines kalten Metallstückes vor die Nase an, um sich davon zu überzeugen, ob und wie viel Luft beim Sprechen und Singen durch die Nase entweicht. Dasselbe that später Czermak; Brücke hielt sich ein brennendes Licht vor die Nase, welches flackert, wenn man nasalirt oder die Luft wie beim M oder N durch die Nase entweichen lässt, aber ruhig bleibt, wenn man die Vocale rein spricht. Erstere Probe ist aber die bei weitem empfindlichere. Genauere Methoden über die Stellung des Gaumensegels bei den verschiedenen Vocalen lehrte Czermak.[1] Er führte sich einen 1,8 mm. dicken, etwa 200 mm. langen, geraden Eisendraht in die Nase. Das in die Nase geführte Ende war in eine 12 mm. breite Oese, die mit Wachs erfüllt war, umgeformt, das herausstehende jedoch rechtwinklig umgebogen, so dass die beiden Schenkel des Winkels in der Ebene der Oese lagen. Bei Hebungen des Gaumensegels wurde nun der ganze Draht um seine Längsaxe gedreht und zwar um so bedeutender, je höher das Segel sich nach oben bewegte. So fand Czermak, dass für das I die Ablenkung des Zeigers am grössten ist, für U war sie um ein weniges, für O merklich, für E viel geringer, für A endlich Null oder fast Null.[2]

---

1 Czermak, Sitzungsber. d. Wiener Acad. (math.-naturw. Cl.) XXIV. S. 4. 1857.

2 Nebenbei sei bemerkt, dass jede gewöhnliche Myrthenblattsonde, deren Myrthenblatt durch den unteren Nasengang eingeführt wird und auf dem Gaumensegel platt aufliegt, dasselbe leistet, wie der Czermak'sche Draht, und dass es auf diese Weise leicht ist, die Richtigkeit der Czermak'schen Angaben zu prüfen, die übrigens von späteren Forschern (Passavant, Pieniazek) bestätigt wurden. Andere freilich sahen die höchste Stellung des Gaumensegels beim U, eine weniger hohe beim J und, wie immer, die niedrigste beim A; so Gentzen (siehe dessen interessante

Hand in Hand mit diesem Versuch geht ein zweiter, der dahin zielt, geradezu die Dichtigkeit des Gaumensegelverschlusses zu prüfen. Er besteht darin, Flüssigkeit (am besten lauwarme Milch nach Passavant) in die Nasenrachenhöhle zu füllen und zu beobachten, bei welcher Vocalstellung die Flüssigkeit abfliesst. Es ergiebt sich das entsprechende Resultat, dass bei I der Verschluss am festesten ist, bei A aber die Flüssigkeit in den Mund stürzt. Passavant zeigte indess, dass man ein geringes Durchsickern der Flüssigkeit, die nur die hintere Rachenwand benetzt, überhaupt nicht fühlt, dass also, auch wenn der Verschluss dicht scheine, er es doch nicht ist. Dasselbe lehrte kürzlich Pienazek auf directem Wege vermittelst des Rhinoskopes, indem er sich davon überzeugte, dass auch bei allen nicht nasalirten Vocalen trotz deutlicher Hebung des Gaumensegels ein Spalt zwischen diesem und der Rachenwand übrig blieb, der am weitesten bei A, weniger breit bei Ä und am geringsten bei E, J, O und U war. Sobald man jedoch die Vocale nasalirt, wird das Gaumensegel so gut wie gar nicht gehoben, der Eingang in die Nasenhöhle ist frei, der in die Mundhöhle beschränkt.

Die verschiedenen Vocale lassen sich nun verschieden gut nasaliren. Am besten wird nasalirt das O, A, Ä, E, weniger gut das J und so gut wie gar nicht das U. Das liegt nicht sowohl in der Schwierigkeit der Bildung; denn es ist für uns kaum schwerer, die Gaumenklappe offen zu halten, wenn wir U, als wenn wir O sagen, die Schwierigkeit ist eine rein akustische und liegt in Folgendem. Wenn wir U mit offener Gaumenklappe sprechen, so sind zwei Fälle möglich, entweder wir versetzen die Luft in den Nasenhöhlen in starke Resonanz — wie wir das oben (siehe S. 123) bei dem genäselten M thaten —, dann verliert das U seinen eigenthümlichen Vocalklang und wird einem O ähnlich, oder wir versetzen sie in geringere Resonanz —, wie wir dies bei der Bildung des gewöhnlichen M, beim Brummen mit geschlossenem Munde thun —, dann bleibt das U ein gewöhnliches U und hat so wenig wie das M einen nasalen Beiklang. Aehnliches, nur in umgekehrtem Sinne gilt vom J. Sprechen wir dieses bei offener Gaumenklappe, so wird dem Jklang durch die Resonanz in der Nasenhöhle eine Reihe von Obertönen beigemischt, die das J einem Ä nähern und dies desshalb, weil die Nasenhöhlen zu gross sind, um die für ein spitzes J charakteristischen hohen Obertöne zur Entwicklung zu bringen.

Betreffend die nasalirten Vocale des Französischen, wie in den Wörtern un, on, dans u. s. w., sei bemerkt, dass diese Wörter — wenigstens

---

Inauguraldissertation. Königberg 1876), welcher das Gaumensegel in Folge operativer Eingriffe direct beobachten konnte, und Lucae (Arch. f. Physiol. S. 179. Leipzig 1878), der es sich durch Spiegelung sichtbar machte. Bei mir steht das Gaumensegel wie bei Czermak während der Jarticulation am höchsten.

nach der jetzt üblichen Aussprache — nur in nasalirte Vocale enden, deren Nasalirung nach dem Ende zu ein wenig zunimmt, die aber nicht in unser ng, wie in Klingel, Engel u. s. w., übergehen. Als Deutsche haben wir leicht die Neigung, obige französische Wörter so auszusprechen, als ob sie aus einem mehr oder weniger nasalirten Vocal beständen, der in dieses ng auslautet, d. h. das Näseln zu weit zu treiben und durch starke Senkung des Gaumensegels die Resonanz nur in den Nasenhöhlen entstehen zu lassen.

## *6. Die Diphthonge.*

Nach Brücke entsteht ein Diphthong dann, wenn man aus der Stellung für einen Vocal in einen anderen übergeht, während dieser Bewegung, und zwar nur während derselben, die Stimme lauten lässt und, wie ich mit Sievers hinzufüge, den ersten der beiden vocalischen Bestandtheile der Regel nach stärker accentuirt. Jeder Diphthong enthält demzufolge drei Bestandtheile: 1) einen Laut, von dem aus seine Bildung beginnt, 2) einen oder eine beliebige Menge Uebergangslaute und 3) einen Laut, in den er endet. In der Schriftsprache wird er durch den Laut 1 und 3 bezeichnet, oder sagen wir lieber, bildet man sich ein, ihn hierdurch zu bezeichnen. Denn es unterliegt keinem Zweifel, dass wenigstens unsere deutschen Diphthonge mit Ausnahme etwa von Au (das auch oft wie Ao gesprochen wird), Ai und Ui unrichtig bezeichnet werden; denn in Ei ist beispielsweise der normalen deutschen Aussprache nach ebensowenig ein E, wie in Eu ein U enthalten.

Wie bekannt, eignen sich nicht alle Vocale gleich gut, mit einander verschmolzen zu werden. Hierbei entscheidet nicht bloss die Leichtigkeit der Bildung, sondern auch wesentlich das Ohr. Die besten Diphthonge sind diejenigen, welche von einem klangvollen Vocal (A) aus- und in einen weniger klangvollen (U oder J) übergehen; die auf umgekehrtem Wege erzeugten Diphthonge machen auf uns weniger den Eindruck einheitlicher Vocalverbindungen, sondern erwecken in uns, wenn der erste Bestandtheil zu sehr hervortritt, zu leicht die Vorstellung von zwei Sylben, wenn das Umgekehrte der Fall, zwar die Vorstellung einer Sylbe, die aber aus einem Consonanten und einem Vocal zu bestehen scheint. Das U͡A klingt sehr leicht wie WA, I͡A sehr leicht wie IA (ja).

Nebenbei sei erwähnt, dass auch die sogenannten reinen, nicht diphthongischen Vocale sehr häufig diphthongisch gesprochen werden, d. h. dass die Articulationsorgane nicht vollkommen ruhig in der Lage verharren, die sie bei Beginn des Vocales hatten (O geht leicht in ein U, ein spitzes E regelmässig in ein J über), und dass ausserdem gerade die Diphthonge in den verschiedenen Dialekten den mannigfachsten Umformungen unterliegen.

## II. Die Theorie der Vocale.

### *1. Die Ansichten früherer Forscher über das Wesen der Vocale.*

Dass die Vocale der menschlichen Sprache Klänge seien, bei deren Bildung die verschiedene Höhe oder Tiefe irgend einen Einfluss habe, ist eine Ansicht, so alt wie die Untersuchungen über das Wesen der Vocale überhaupt.

So finden wir in der Mathesis mosaica von Samuel Reyher, Professor in Kiel, 1619 folgende Vocaltonleiter:

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| A | breve | hat | die | Tonhöhe | e' |
| A | medium | " | " | " | c |
| A | longum | " | " | " | a |
| O | | " | " | " | g |
| U | | " | " | " | e |
| E | | " | " | " | a' |
| I | | " | " | " | e'' |
| Å | franconicum | " | " | " | f' |
| Ä | | " | " | " | g' |

In ähnlicher Weise äussert sich in seiner interessanten Dissertatio physiologo-medica de formatione loquelae. Tübingen 1780 Chr. Fr. Stellwag folgendermassen: Si vocales secundum scalam naturalem .. successive pronuncientur, etiam ordo susurrorum cum ordine tonorum in scala musica mire concordabit, ita ut u respondeat tono gravissimo, a medio, i acutissimo: u, o, å, a, ä, e, i.

Um etwa dieselbe Zeit fallen die Bemühungen des geistvollen W. v. Kempelen, eine sprechende Maschine zu bauen. Um diesen seinen innigsten Wunsch erfüllt zu sehen, studirt er nicht bloss die Bildung der verschiedenen Sprachlaute, sondern sucht sich auch über ihr Wesen, ihren akustischen Werth Klarheit zu verschaffen. Er äussert sich hierbei folgendermassen: „Mir scheint, wenn ich verschiedene Selbstlaute auch in dem nämlichen Ton ausspreche, so haben sie doch so etwas an sich, das mein Ohr täuscht und mich glauben lässt, als liege eine Melodie darin, die doch, wie ich sehr wohl weiss, durch nichts Anderes als die Veränderung der Töne in höhere oder tiefere hervorgebracht werden kann. Wenn ich (wie in nebenstehender Tafel, Fig. 59) eine Reihe derselben in

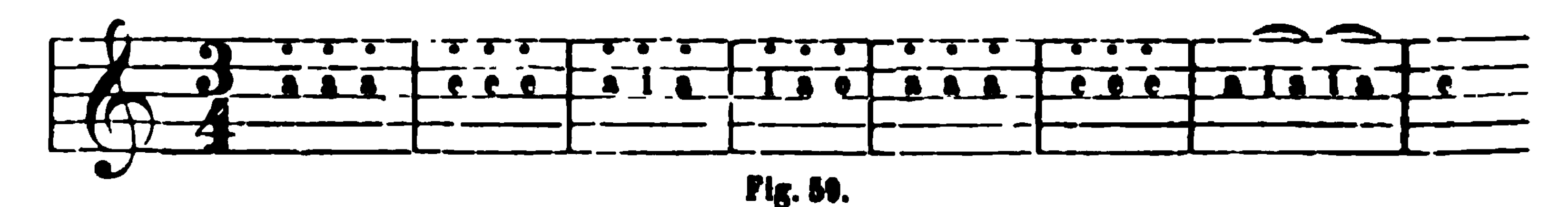



Fig. 59.

einem gewissen, von meinem Maassstabe des Zungencanals hergeholten Verhältnisse auf die nämliche Linie des Notenpapiers setze und sie alle in einer und der nämlichen Höhe oder Tiefe ausspreche, so scheinen sie mir doch immer eine Art von Gesang auszumachen, oder wenigstens werde ich wider Willen verleitet, diejenigen Buchstaben, welche nach dem Maassstabe eine grössere Oeffnung haben, tiefer und die, welche eine minder grosse Oeffnung haben, höher anzustimmen" (siehe S. 156).

Man erkennt hieraus, dass Kempelen 1) in den verschiedenen, gleich

hoch gesungenen Vocalklängen verschieden hohe Töne (Obertöne) heraushörte und 2) dass er sehr wohl fühlte, wie ein und derselbe, verschieden hoch gesungene Vocal in den verschiedenen Tonhöhen keineswegs gleich gut ansprach.

Nichtsdestoweniger gelingt es ihm, empirisch nach mancherlei fruchtlosen Versuchen die Vocale ziemlich deutlich nachzubilden; zu diesem Behufe setzt er auf eine aufschlagende Zunge, deren Ton durch Unterlegen von Leder gemildert wird, eine hohle, länglich runde Büchse aus Holz auf, die der Länge nach durchschnitten wird; dort, wo dieser Hohlkörper, der den Hohlraum des Mundes darstellen sollte, auf der Pfeife aufsass, hatte er ein Charnier und konnte, sowie der Kiefer, mehr oder weniger geöffnet werden. Auf diese Weise gelang es ihm, je nach der Art der Oeffnung die Vocale a, o, u und e ziemlich gut, i dagegen nur annähernd zu erhalten. Später verwendete er noch einen Trichter von Kautschuk, den er mit der Hand beliebig gestaltete oder in den er die Hand einführte.

Kempelen definirt schliesslich den Vocal lediglich in genetischer, nicht in akustischer Beziehung, wenn wir von ihrer ihm verschieden dünkenden Tonhöhe absehen; nach ihm ist ein Selbstlaut ein Laut der Stimme, der durch die Zunge den Lippen zugeführt und durch ihre Oeffnung herausgelassen wird. Der Unterschied zwischen dem einen und dem anderen Selbstlaute wird durch nichts Anderes zu Wege gebracht, als den weiten oder engeren Durchgang, den entweder die Zunge oder die Lippen oder beide zusammen der Stimme gestatten.

Mehr vom theoretischen Standpunkte trat der Frage nach dem Wesen der Vocale näher Christian Gottlieb Kratzenstein. Im Jahre 1780 wurde nämlich von der Petersburger Academie folgende Aufgabe gestellt, welche Kratzenstein[1] löste: Qualis sit natura et character sonorum litterarum vocalium a, e, i, o, u tam insigniter inter se diversorum. 2) Annon construi queant instrumenta ordinis tuborum organicorum, sub termino vocis humanae noto similia, quae litterarum vocalium a, e, i, o, u sonos exprimant. Der erste Theil seiner Arbeit ist anatomisch, in dem zweiten bespricht er die Bildung der verschiedenen Vocale, die bereits Ammann durchaus richtig beschrieben habe; er fügt jedoch die jedesmalige Stellung des Kehlkopfes, der Epiglottis und der Zunge hinzu und giebt genau die Grösse an von der Oeffnung der Gaumenenge, der Zähne und Lippen.

So genau und sorgfältig alle diese Beobachtungen sein mögen, und so interessant es namentlich auf der einen Seite ist, dass er bei der Bestrebung, ein Instrument zu erfinden, welches möglichst genau die menschliche Stimme nachahmt, zum ersten Male durchschlagende Zungen construirte, so unerklärlich muss es einem auf der anderen Seite erscheinen, dass er die Epiglottis als die akustische Zunge des menschlichen Stimmapparates ansieht und den Stimmbändern ganz und gar die Fähigkeit abspricht, Töne zu erzeugen.

---

1 Kratzenstein, Observations sur la physique dédiées à Mgr. le Comte d'Artois par M. l'abbé Rozier et Mongez le jeune etc. Supplement 1782. XXI. p. 358. Paris 1782. Diese Observations haben als Fortsetzung das Journal de physique. Im Auszuge ist die Arbeit Kratzenstein's mitgetheilt in Acta Academiae Scientiarum imp. Petropolitanae pro anno 1780 pars posterior p. 13. Petropoli 1784.

Ohne mich weiter auf die theoretischen Betrachtungen Kratzenstein's einzulassen, die zum Theil irrig und unverständlich sind, theile ich des Interesses halber nur die Form der Ansätze mit, die seiner Meinung nach am besten dem Tone der durchschlagenden Zunge einen Vocalklang verleihen.

Um ein A zu erhalten, ist es nöthig, einen hohlen, abgestutzten Kegel, dessen Basis in der Mitte ein Loch hat, mit dem spitzen Ende auf das Ende der Pfeife zu setzen. Der Eigenton dieses Hohlraumes muss entweder gleich dem Tone der Pfeife sein oder dessen Octave oder Quinte betragen. Die relativen Verhältnisse zeigt nebenstehende Fig. 60, Nr. 1. Den Vocalklang des E giebt ein Ansatzstück von der Gestalt eines Doppelkegels, dessen obere Oeffnung etwa die Grösse eines kleinen Fingers haben muss (Nr. 2). Das J bereitete ihm die grössten Schwierigkeiten, weil, wie er glaubte, die Oeffnung des Ansatzstückes zu klein genommen werden muss und dann sehr leicht in Folge zu geringen Luftdruckes die Pfeife nicht anspricht. Am ehesten erhält man es noch, wenn man den Ansatz für das E mit einem feinen Röhrchen anbläst (Nr. 3). Das O und U entsteht, wenn man auf den Ansatz des A einen hölzernen Hohlcylinder stülpt, so dass ersterer etwa bis in die Mitte des Cylinders hineinragt. Wenn die Oeffnung in der Basis des Kegels klein ist, ertönt das U, ist sie grösser das O (Nr. 4).

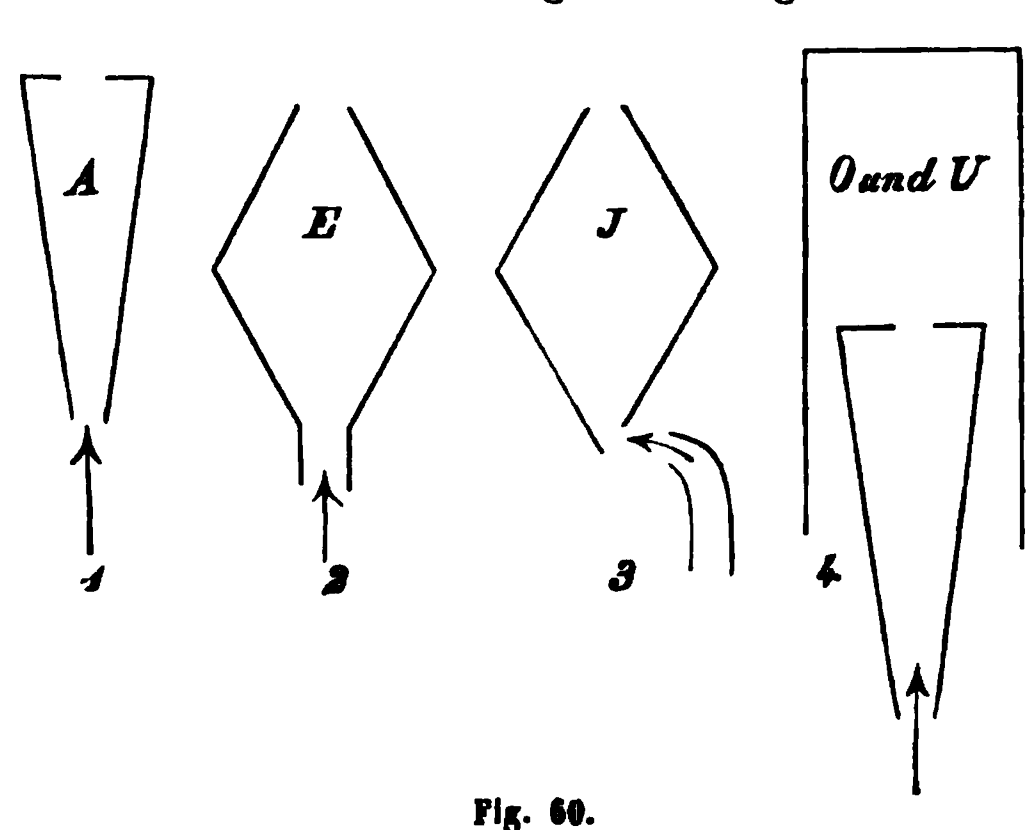


Fig. 60.

Wir sehen, dass, wenn es auch Kempelen und Kratzenstein gelang, die Vocale in befriedigender Weise nachzubilden, sie doch über die Natur dieser Laute eine bestimmte und klare Ansicht sich nicht verschaffen konnten. Diese Aufgabe löste nun in annähernd richtiger und origineller Weise zum ersten Male Robert Willis[1] im Jahre 1830.

Er versucht ebenfalls die Vocale künstlich nachzubilden und bedient sich, wie seine Vorgänger, zunächst einer durchschlagenden, Kratzenstein'schen Zunge, auf die er verschiedene Hohlräume oder verschiedene, lange Röhren aufsetzt. Er kommt betreffs der ersteren zu dem wichtigen Gesetze, dass auch verschieden gestaltete Hohlräume, falls sie angeblasen, nur denselben, und zwar einen höheren Ton als die Zunge für sich geben, auch stets denselben Vocal erzeugen. Betreffs der Röhren aber findet er, dass eine kurze Röhre den Vocal J giebt, der mit der Verlängerung derselben in E, A, O, U übergeht; bei weiterer Verlängerung der Röhre über den Punkt hinaus, wo die in ihr enthaltene (einerseits geschlossene) Luftsäule denselben Ton giebt, wie die Zunge, kehren die Vocale in um-

1 R. Willis, Ann. d. Physik XXIV. S. 397. 1832.

gekehrter Reihe wieder, um dann nochmals, aber nicht mehr so deutlich, in der ersten Reihenfolge aufzutreten. Nebenstehendes Schema (Fig. 61) verdeutlicht diese Angabe; denkt man sich in $Z$ die Zunge, so giebt eine

Z J E A O U — b — U O A E J c J E A O U — d

Fig. 61.

Röhre von der Länge $ZJ$ den Vocal J, eine von der Länge $ZA$ den Vocal A u. s. f., von $b$ ab ($Zb = {}^1/_4\,\lambda$ des Tones) wiederholen sich die Erscheinungen in umgekehrter Reihenfolge. Eine Bedingung, die erfüllt sein muss, damit **alle** Vocale gebildet werden, ist die, dass der Ton der Zunge tiefer sei, als der Eigenton der Röhren $ZJ$, $ZE$ etc. Eine sehr hohe Zungenpfeife giebt daher nie die Vocale O und U, während man J, E, A noch mit ihr zu bilden vermag.

Die absoluten Tonhöhen, welche Willis für die verschiedenen Vocale findet, d. h. also die Töne, welche den Pfeifenlängen $ZJ$, $ZE$ etc. entsprechen, sind folgende:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| J | im englischen | Worte | See | g'''' |
| E | „ | „ | Pet | c'''' |
| und | „ | „ | Pay | d''' |
| A | „ | „ | Paa | f''' |
| und | „ | „ | Part | des'' |
| A° | „ | „ | Paw | g'' |
| und | „ | „ | nought | es'' |
| O | „ | „ | no | c'' |
| U | (unbestimmt). | | | |

Die Theorie, welche sich nun Willis über die Vocale bildete, geht am besten aus der zweiten, höchst sinnreichen Methode hervor, deren er sich ebenfalls zu ihrer Erzeugung bediente. Lässt man ein gezähntes Rad schnell rotiren und hält während dessen eine elastische Stahlfeder an seine Zähne, so hört man in Folge der einzelnen Stösse, die jeder Zahn der Feder ertheilt, einen Ton von gewisser Höhe. Das sind die **primären** Pulsationen nach Willis. Die Feder schwingt aber als elastischer Körper ebenfalls mit einer gewissen Geschwindigkeit auf und nieder, die caeteris paribus lediglich abhängig ist von ihrer Länge, und diese Erzitterungen sind die **secundären** Pulsationen, welche sich zu den primären, nur von der Geschwindigkeit des rotirenden Rades abhängigen, hinzufügen. Auf diese Weise entstehen vocalische Klänge von verschiedener Höhe, und zwar O und U bei längerer, A, E, J bei kürzerer Feder.

Ein Vocal ist hiernach für Willis **weiter nichts als eine verschieden rasche Wiederholung eines kurzen, musikalischen Tones von derselben Höhe.** Je nach der verschiedenen Schnelligkeit, mit welcher diese kurzen Tonfragmente auf einander folgen, bestimmen sie die verschiedene Höhe, in der ein Vocal gesungen oder gesprochen wird, während sie selbst, den secundären Pulsationen der Feder ihre Entstehung verdankend, für jeden Vocal ein und dieselbe absolute Tonhöhe haben.

Aehnlich verhält es sich bei den Pfeifen; die primären Pulsationen

und somit die Höhe, in welcher der Vocal gehört wird, bildet die Zunge, die secundären aber hängen ab von der jeweiligen Länge der Ansatzstücke. Längere Ansatzstücke erzeugen, wie die längere Feder die Vocale U, O, A, kürzere E und J. Der Scharfsinn, mit dem Willis durch verhältnissmässig einfache, aber äusserst sinnreiche Methoden das Wesen des Vocalklanges nahezu aufdeckte, ist im höchsten Maasse zu bewundern.

Wiederum einen bedeutenden Schritt vorwärts in der Theorie der Vocale that Wheatstone; er ist es eigentlich, den man als den Begründer der noch heut zu Tage gültigen Vocaltheorie ansehen muss.

In der leider wenig bekannt gewordenen Kritik der Versuche[1] von Kratzenstein, Kempelen und Willis führt Wheatstone aus, dass der Vocalklang das Resultat einer sogenannten „multiplen Resonanz" sei. Darunter versteht er eine Resonanz, das Mitschwingen einer Luftmasse, deren Eigenton nicht dem ursprünglichen Tone eines primär schwingenden Körpers entspricht, sondern einer solchen, die 2, 3, 4 mal etc. so schnell schwingt, als dieser. Gebe also beispielsweise eine Stimmgabel oder die Zunge einer Maultrommel den Ton c, so wird nicht bloss eine Luftmasse mitschwingen, die angeblasen ebenfalls c giebt, sondern auch Luftmassen, die den Obertönen c′, g″ etc. entsprechen. Diese für die Theorie des Vocalklanges fundamentale Thatsache, sowie der von ihm zuerst geführte Nachweis, dass unsere Mundhöhle auf verschiedene Töne abzustimmen sei, indem eine vor sie gehaltene schwingende Stimmgabel nur bei bestimmten Stellungen des Mundes in Folge verstärkter Resonanz laut klinge, dann schliesslich die ebenfalls wichtige Beobachtung, dass ein Vocalklang nur dann deutlich hervortrete, wenn ein relatives Ueberwiegen eines Obertones über den Grundton vorhanden sei, die vocale Färbung dagegen verschwinde, wenn, wie bei den meisten Blasinstrumenten, der Grundton die Obertöne weit an Stärke übertreffe, alle diese Thatsachen sind, wie man sieht, der Kern der heutigen Vocaltheorie. Wheatstone selbst sprach sie etwa in folgenden Worten aus: Nicht jede multiple Resonanz führt zu einem Vocalklang, wohl aber sind die multiple Resonanz und die vocale Beschaffenheit nur verschiedene Formen ein und desselben Phänomens.

### 2. *Die jetzt herrschenden Ansichten über die Theorie der Vocale.*

Obwohl die Bausteine, welche das Gebäude der Vocaltheorie zusammensetzen konnten, schon seit lange geliefert, ja obwohl sie von Wheatstone bereits zu einem stattlichen Bau vereint waren, so wurden sie doch wunderbarer Weise von Physikern und Physiologen gleich wenig beachtet und bei Seite liegen gelassen. Es waren hierhalb zwei Männer, Donders und Helmholtz, welche in den fünfziger Jahren die schon früher bekannten Thatsachen theils von Neuem entdeckten, theils sammelten und erweiterten. Auf ihren Untersuchungen basirt wesentlich die heutige Theorie der Vocale.

---

1 The London and Westminster Review. Octbr. p. 27. London 1837.

Das Erste, was von Neuem entdeckt wurde, war die Thatsache, welche unmittelbar aus den Beobachtungen von WILLIS und WHEATSTONE folgte, nämlich dass für verschiedene Vocale die Mundhöhle auf Töne von bestimmter Höhe eingestellt ist. Es war DONDERS[1], dessen feinem Gehör es gelang, in den Vocalen der Flüsterstimme Geräusche von bestimmter Tonhöhe zu erkennen. Das U-Geräusch hat nach ihm, wie schon oben ausgeführt, einen ziemlich breiten Spielraum, es liegt indessen gewöhnlich eine grosse Decime unter a″, ist also f′. Das Ü Geräusch ist gerade eine Octave höher als das a′ des Orchesters, so dass es DONDERS mit Sicherheit gelingt dieses a′ zu finden, wenn er Ü vor sich hin flüstert und den Ton der Stimme etwas nachrauschen lässt. Das Geräusch des A lässt schwer einen dominirenden Ton erkennen, doch tritt derselbe sehr gut neben anderen Geräuschen z. B. neben denen von O und O^a zu Tage; denn die Geräusche von O, O^a, A bilden einen grossen Dreiklang und das des A ist fast ½ Ton höher als das a′ des Orchesters, O^a also eine kleine Terz, O eine Quint tiefer.

In dem E Geräusch können zwei dominirende Töne bestimmt werden, von denen der höhere etwa eine Decime höher ist als das a′ des Orchesters; in dem J Geräusch macht sich ein sehr hoher Ton (f‴) bemerklich, von einigen schwächeren höheren Nebentönen begleitet.

Alle diese Bezeichnungen beziehen sich auf die langen Vocale; werden dieselben kurz ausgesprochen, so wird der Ton ein wenig in die Höhe getrieben.

Diese eben beschriebenen Geräusche sind nun nach DONDERS die charakteristischen Eigenschaften eines jeden Vocals, denn 1. begleiten sie ihn nicht nur, wenn er mit lauter Stimme ausgesprochen wird, sondern überdauern ihn noch und zwar um so mehr, je accentuirter und deutlicher man den Vocal auszusprechen wünscht. Ferner reicht jedes Geräusch an und für sich vollkommen aus, um einen Vocal in Flüsterstimme bestimmt zu charakterisiren, und schliesslich leidet die Deutlichkeit der vocalischen Klänge um so mehr Einbusse, je mehr das Geräusch bei der lauten Sprache zurücktritt, sei es, dass die Stimme es allzu kräftig übertönt, sei es, dass eine grössere Entfernung es vernichtet, während sie der lauten Stimme keinen Abbruch thut.[2]

---

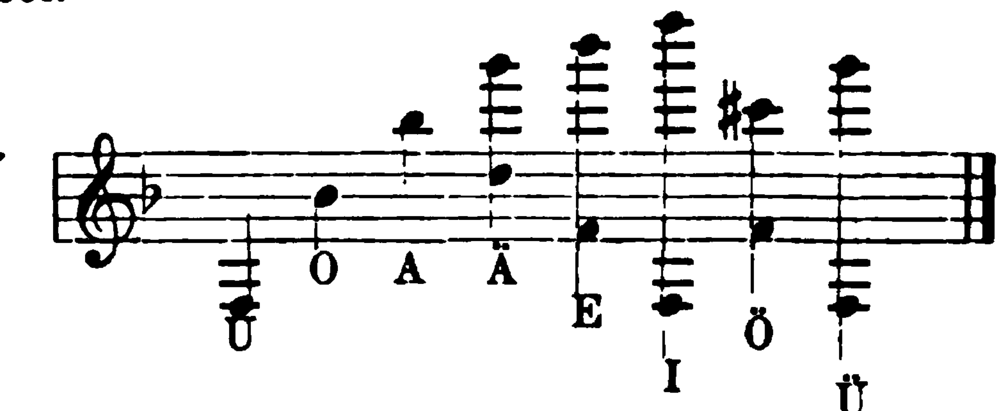
1 DONDERS, Arch. f. d. holländ. Beiträge zur Natur- u. Heilkunde I. 1857.

2 Um sich von der Richtigkeit der DONDERS'schen Angaben zu überzeugen, finde ich folgendes Experiment am geeignetsten. Man stelle den Mund auf irgend einen Vocal, z. B. A oder O ein, und versuche flüsternd, indem man sich bestrebt, das Vocalgeräusch genau beizubehalten, in die Höhe zu singen. Es ist absolut

Wir gelangen schliesslich zu den classischen Arbeiten von Helmholtz, die vor etwa 20 Jahren begonnen und neuerdings durch eigene Untersuchungen und Arbeiten aus seinem Institut erweitert wurden.

Nach Helmholtz[1] sind die Vocale der menschlichen Stimme Klänge membranöser Zungen, nämlich der Stimmbänder, deren Ansatzrohr, nämlich die Mundhöhle, verschiedene Weite, Länge und Stimmung erhalten kann, so dass dadurch bald dieser bald jener Theilton des Klanges verstärkt wird.

Wie schon oben bei der Bildung der Vocale beschrieben, stellte Helmholtz vermittels der Methode der Resonanz fest, dass für die verschiedenen Vocale der Raum der Mundhöhle auf folgende Noten abgestimmt sei.




Diese Töne werden nun, wenn sie in dem Stimmklange als Obertöne enthalten sind, vorzugsweise verstärkt und charakterisiren den Vocal.[2] Die Vocalklänge unterscheiden sich hiernach von den Klängen der meisten anderen Instrumente wesentlich dadurch, dass die Stärke ihrer Obertöne nicht nur von der Ordnungszahl derselben, sondern überwiegend von deren absoluter Tonhöhe abhängt. „Wenn ich z. B. den Vocal A auf die Note Es singe, ist der verstärkte Ton b'' der zwölfte des Klanges.

---

unmöglich; steigt man in die Höhe, so ändert sich sofort die Vocalfarbe; es wird aus dem A ein E[A] oder E. Das U Geräusch ist noch das einzige, auf welches man einige Töne flüsternd singen kann, ohne dass es aufhört, wie U zu klingen. — In einer höchst interessanten Schrift (Die Musik in der deutschen Sprache. Leipzig 1879, sowie in Herrig's Arch. f. d. Studium etc. LIV. p. 367. Braunschweig 1875) macht auch kürzlich Grabow darauf aufmerksam, wie schwer es ist, auf einen bestimmten Text flüsternd irgend eine Melodie zu singen. Sollen auf hohe Töne die Vocale O oder U z. B. die Worte soll und gut geflüstert werden, so gehen sie über in söll und güt oder sill und git.

1 Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen S. 168. Braunschweig 1877.

2 Andere Beobachter, z. B. Merkel, geben andere Tonhöhen an, weil jede geringe Aenderung in dem Klange des Vocals die absolute Höhe des charakteristischen Tones oft in hohem Maasse verändert. Kürzlich hat F. Auerbach durch Percussion des Kehlkopfes ebenfalls von obigen Angaben abweichende Töne gefunden, worüber weiter unten das Nähere zu finden ist.

und wenn ich denselben Vocal auf die Note b' singe, ist es der zweite Ton des Klanges, der verstärkt wird."

In Folge dieser Thatsache ist es auch möglich, — so wie bereits KRATZENSTEIN, KEMPELEN und WILLIS gezeigt, — Vocale künstlich nachzubilden, wenn man aus dem Klange einer Pfeife, den oder jenen Partialton durch Aufsetzen eines passenden Resonators verstärkt. So erhielt HELMHOLTZ, wenn er auf eine Zungenpfeife, welche b gab, die gläserne Resonanzkugel für b aufsetzte, den Vocal U, mit der Kugel b' nur O, mit der Kugel b'' dagegen ein geschlossenes, mit d''' ein scharfes A. Auch gelang es ihm mit derselben Zungenpfeife verschiedene Abstufungen von Ä, Ö, E und J hervorzubringen, indem er in die äussere Oeffnung der gläsernen Hohlkugeln noch 6—10 cm. lange Glasröhrchen einfügte, und auf diese Weise die doppelte Resonanz der Mundhöhle nachahmte.

Wir finden also hier im Wesentlichen, wenn auch in bestimmterer Form, die Ansichten von WILLIS und WHEATSTONE wieder. HELMHOLTZ aber arbeitete dieselben in genialer Weise nach zwei Richtungen hin aus; erstens analysirte er die Vocalklänge nach einer neuen von ihm erfundenen Methode vermittelst der Resonatoren, zweitens setzte er sie zusammen aus den einfachen Tönen von Stimmgabeln.

## IV. Die Analyse der Vocalklänge.

### 1. *Die subjective Methode.*

HELMHOLTZ bediente sich, wie schon gesagt, hierzu der Resonatoren. Es sind dies nach der jetzt gebräuchlichen Form Hohlkugeln aus Messingblech, die an dem einen Pole in eine kleine hohle Spitze ausgezogen sind, welche in das Ohr gesteckt wird, und die auf dem entgegengesetzten eine ihrer Grösse entsprechende kreisförmige Oeffnung von 1—2,5 cm. Durchmesser haben. Jede dieser Kugeln ist auf einen Ton abgestimmt, so dass die in ihnen enthaltene Luft in starke Mitschwingungen geräth, sobald dieser Ton irgendwo ausserhalb angegeben wird. Befindet sich dabei der Resonator in dem Ohre des Beobachters, so wird dieser den betreffenden — weil durch die Resonanz verstärkten — Ton ungemein laut, mitunter geradezu schmetternd wahrnehmen; die anderen gleichzeitig in der Luft gebildeten Töne hingegen vernimmt er nicht oder wesentlich abgeschwächt, weil die sie bildenden Erschütterungen sich nicht auf die Luftmasse des Resonators übertragen. Die Resonatoren sind demzufolge ein vorzügliches Hilfsmittel, Töne und selbst schwache Töne aus einer beliebigen Klangmasse herauszuheben und gut hörbar zu machen.

Vermittelst dieser Methode hat kürzlich F. Auerbach[1] in dem Laboratorium von Helmholtz die verschiedenen, in wechselnder Tonhöhe gesungenen Vocale analysirt und die in denselben enthaltenen Partialtöne ihrer relativen Stärke nach bestimmt, indem er sowohl einen Vocal auf ein und denselben Ton sang und die Resonatoren wechselte, als auch die Tonhöhe des Vocals änderte, aber einen und denselben Resonator im Ohre liess, der für einen in allen gesungenen Vocalklängen enthaltenen Oberton abgestimmt war. Auerbach schätzte immer das Verhältniss je zweier Obertöne zu einander ab, wobei er sich innerhalb der Grenzen 1 : 1, 1 : 2, 2 : 5, 3 : 5 hielt, setzte dann die Intensität des Gesammtklanges gleich 100 und für die Partialtöne, die sich durch Umrechnung ergebenden, dem wahren Werthe am nächsten kommenden ganzen Zahlen.

Auf diese Weise erhielt er als den Ausdruck der Thatsachen folgende Tabellen:

Partialtöne.

| Tonhöhe. | I. | II. | III. | IV. | V. | VI. | VII. | VIII. | IX. | X. | XI. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Partialton. | | | | | | | | | | |
| | **1. Dumpfes U.** | | | | | | | | | | |
| c | 27 | 25 | 14 | 22 | 7 | 4 | 1 | | | | |
| g | 33 | 30 | 16 | 14 | 5 | 1 | | | | | |
| c′ | 40 | 28 | 10 | 19 | 3 | | | | | | |
| g′ | 49 | ? | ? | ? | ? | | | | | | |
| | **2. Helles U.** | | | | | | | | | | |
| c | 20 | 31 | 23 | 16 | 5 | 3 | 2 | | | | |
| g | 18 | 45 | 24 | 8 | 3 | 2 | | | | | |
| c′ | 39 | 39 | 18 | 3 | 1 | | | | | | |
| g′ | 61 | 28 | 9 | 2 | | | | | | | |
| | **3. Scharfes O.** | | | | | | | | | | |
| c | 9 | 16 | 36 | 14 | 12 | 9 | 4 | 1 | | | |
| g | 19 | 46 | 17 | 11 | 6 | 1 | | | | | |
| c′ | 25 | 42 | 21 | 10 | 2 | | | | | | |
| g′ | 42 | 38 | 16 | 3 | | | | | | | |
| | **4. Helles A.** | | | | | | | | | | |
| c | 5 | 7 | 12 | 20 | 15 | 30 | 7 | 4 | 1 | | |
| g | 8 | 13 | 17 | 30 | 22 | 8 | 2 | | | | |
| c′ | 11 | 21 | 36 | 22 | 8 | 2 | | | | | |
| g′ | 19 | 42 | 25 | 10 | 2 | | | | | | |
| | **5. E.** | | | | | | | | | | |
| c | 9 | 13 | 25 | 18 | 10 | 8 | 7 | 5 | 2 | 1 | |
| g | 12 | 16 | 24 | 24 | 12 | 6 | 3 | 2 | 1 | | |
| c′ | 21 | 27 | 31 | 10 | 5 | 4 | 2 | 1 | | | |
| g′ | 40 | 33 | 13 | 8 | 3 | 2 | 1 | | | | |

1 Auerbach, Ann. d. Physik. (N. F. Erg.-Bd.) VIII. S. 177. 1876.

| Tonhöhe. | I. | II. | III. | IV. | V. | VI. | VII. | VIII. | IX. | X. | XI. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Partialton. | | | | | | | | | | |
| | 6. J. | | | | | | | | | | |
| c | 10 | 16 | 12 | 21 | 14 | 9 | 7 | 5 | 3 | 2 | 1 |
| g | 12 | 17 | 28 | 18 | 10 | 7 | 4 | 2 | 1 | 1 | |
| c′ | 12 | 16 | 22 | 21 | 13 | 9 | 5 | 2 | 1 | | |
| g′ | 24 | 28 | 18 | 14 | 9 | 4 | 2 | 1 | | | |

Diese Tabellen scheinen nun in gar keiner Beziehung zu stehen zu den oben auseinandergesetzten HELMHOLTZ'schen Ansichten, nach denen für irgend einen Vocalklang ein Ton von bestimmter, absoluter Höhe zur Charakterisirung nothwendig ist. Ja in vielen dieser producirten Vocale findet sich gar nicht der charakteristische Ton weder als Grundton noch als Oberton und dennoch ist es unzweifelhaft, dass sie von AUERBACH gesungen und auch innerhalb der erforderlichen Grenzen richtig analysirt wurden. Und in der That wird durch die AUERBACH'sche Arbeit ein Schritt weiter in der Theorie der Vocale gethan und ein neues Moment als gleich wichtig und bedeutungsvoll für das Wesen der Vocale eingeführt und dieses Moment ist das sogenannte „*relative*". Das will sagen: Ein Vocalklang wird nicht blos dadurch charakterisirt, dass in ihm irgend ein Oberton (s. S. 176), sei es der 1., 2. oder 3., aus der Menge der andern hervortritt und immer ein und dieselbe bestimmte absolute Tonhöhe zeigt, sondern *auch dadurch, dass die in ihm enthaltenen Obertöne unabhängig von ihrer absoluten Höhe entweder in grösserer oder kleinerer Anzahl vorhanden sind oder dass wesentlich der 1., 2. oder nte sich an Stärke auszeichnen, mag die absolute Tonhöhe dieser Obertöne und ihres Grundtones sein, welche sie wolle.*[1]

---

1 Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, dass bereits vor den HELMHOLTZschen Arbeiten ein ungemein feiner Beobachter, GRASSMANN, jene beiden Momente ausgesprochen hat. In dem Programme des Stettiner Gymnasiums vom Jahre 1854 führte er aus, dass es ihm möglich sei, ohne irgend welche Hilfsmittel in den Vocalklängen der menschlichen Stimme eine beträchtliche Anzahl von Obertönen zu vernehmen. Je nach der Beschaffenheit dieser Obertöne unterscheidet er nun alle Vocale in 3 Gruppen und zwar — wie er später (Ann. d. Physik. N. F. I. S. 606. 1877) genauer darlegt — 1) in die Gruppe der u, ü, i Reihe, bei denen unter den verschiedenen Obertönen immer einer und zwar einer von bestimmter Höhe heraustritt (ein tieferer bei dem U, ein höherer bei dem J), 2) in den einzig dastehenden Vocal A, bei dem nicht ein Oberton von bestimmter Tonhöhe hervortritt, sondern welcher sich durch die ganze Reihe der Obertöne bis zur dritten Octave des Grundtones charakterisirt. Je höher also der Vocal A gesungen wird, um so höher steigen auch alle seine Obertöne, 3) unterschied er eine Reihe von Zwischenvocalen, o, ö, e, zu deren Erzeugung sich beide Momente, die Eigenschaften der

AUERBACH zeigt nun, dass die obigen verschiedenen Intensitäten der Partialtöne als das Produkt zweier Faktoren aufgefasst werden können, deren einer abhängt von ihrer Ordnungszahl; denn in jedem Klange nimmt die Stärke der späteren Obertöne ab, der Grundton ist der stärkste, der letzte Oberton der schwächste. Der andere Faktor ist unabhängig von der Ordnungszahl der Partialtöne und allein abhängig von der absoluten Tonhöhe. Ob der betreffende Oberton der erste, zweite oder nte eines Klanges ist, das ist gleichgültig, wenn er nur die entsprechende Tonhöhe hat, so wird er durch die passenden Dimensionen des Ansatzrohres verstärkt.

Es diene als Beispiel die Tabelle für das dumpfe U (S. 178). Die Intensität eines jeden Partialklanges in dieser Tabelle ist das Produkt von einem Faktor $x$, der von der Ordnungszahl des Partialtones abhängt, und einem zweiten $y$, der von der absoluten Tonhöhe abhängt. Bezeichnen wir die ersten Faktoren mit $x_1$, $x_2$, $x_3$, wobei der Index die Ordnungszahl bedeutet, und die zweiten mit $y_c$, $y_{c'}$, $y_{g'}$, wobei der Index die absolute Tonhöhe angiebt, so lassen sich die obigen Intensitätszahlen auf folgende Weise darstellen:

| | | | |
|---|---|---|---|
| $x_1 y_c$ | $x_2 y_{c'}$ | $x_3 y_{g'}$ | $x_4 y_{c^2}$ |
| $x_1 y_g$ | $x_2 y_{g'}$ | $x_3 y_{d^2}$ | |
| $x_1 y_{c'}$ | $x_2 y_{c^2}$ | $x_3 y_{g^2}$ | |
| $x_1 y_{g'}$ | $x_2 y_{g^2}$ | | |

Das erste Produkt $x_1 y_c$ ist 27; nehmen wir nun der Einfachheit halber $x_1 = 27$, $y_c$ also $= 1$, an, so ergiebt sich aus $x_1 y_g$, welches gleich ist 33, $y_g = 1{,}2$, aus $x_1 y_{c'} = 40$, $y_{c'} = 1{,}5$, aus $x_1 y_{g'} = 49$, $y_{g'} = 1{,}8$ u. s. f.; da nun $x_2 y_{c'} = 25$ ist und $y_{c'} = 1{,}5$ gefunden wurde, so folgt für $x_2 = 17$. $y_{g'}$ war $= 1{,}8$; $x_2 y_{g'}$ muss hiernach auf Grund der Rechnung gleich sein $17 . 1{,}8$, was mit der 30, der zweiten Zahl in der zweiten Verticalreihe, gut übereinstimmt.

Die Tabelle II (S. 181) enthält die Faktoren $x_1$, $x_2$, $x_3$ etc. Die folgende Tabelle (S. 182) die Faktoren $y_c$, $y_{c'}$, $y_{g'}$ etc.

Wenn man nun auf diese Weise die Vocalklänge durch Rechnung des zweiten Faktors ($y_c$, $y_{c'}$ etc.) entkleidet, d. h. die Frage beantwortet, wie stark jeder der betreffenden Partialtöne wäre, wenn nicht der eine oder andere durch Resonanz verstärkt würde, so findet man sie in der That gleich den verschiedenen Klängen der Instrumente, aber unter sich verschieden; ihr Grundton ist der stärkste, die Obertöne nehmen, je höher sie werden, an Stärke ab, wie folgende Tabelle zeigt, welche die Faktoren $x_1$, $x_2$, $x_3$ etc. enthält ($x_1 = 27$ gesetzt).

---

U, Ü, J Reihe und diejenigen des A in bestimmten Grössenantheilen summiren müssten. Hiernach wären also die Vocale U, Ü, J solche, die vorzugsweise durch das absolute Moment der Tonhöhe, das A hingegen ein solcher, der nur durch das relative Moment gekennzeichnet wird. Ganz kürzlich hat AUERBACH (Ann. d. Physik. N. F. IV. S. 508. 1878) gezeigt, dass in der That diesen GRASSMANN'schen Behauptungen viel Wahres zu Grunde liegt, wenn sie auch nicht in der Ausdehnung gelten, wie GRASSMANN selbst es angenommen. Beispielsweise bewegt sich nach AUERBACH, wenn man den Vocal A auf die verschiedenen Tonhöhen von c, g, c', g' singt, dessen erster Oberton in dem Intensitätsverhältnisse von 2 : 3, wenn man dasselbe mit dem Vocal U thut, in dem Verhältnisse von 1 : 6.

Partialtöne.

| Vocale. | I. | II. | III. | IV. | V. | VI. | VII. | VIII. | IX. | X. | XI. | XII. | XIII. | XIV. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. U, dumpf | 27 | 17 | 8 | 12[1] | 4 | 3 | 1 | | | | | | | |
| 2. U, hell . | 27 | 19 | 10 | 9 | 4 | 3 | 2 | 1 | | | | | | |
| 3. O, scharf | 27 | 19 | 14 | 10 | 6 | 5 | 2 | 1 | | | | | | |
| 4. A° . . . | 27 | 14 | 8 | 8 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 | | | | |
| 5. A . . . . | 27 | 18 | 17 | 17 | 15 | 7 | 5 | 3 | 2 | 1 | | | | |
| 6. E . . . . | 27 | 19 | 18 | 12 | 8 | 6 | 5 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 | | |
| 7. J . . . . | 27 | 21 | 15 | 11 | 9 | 7 | 6 | 5 | 5 | 4 | 4 | 3 | 2 | 1 |
| 8. Ü . . . . | 27 | 14 | 10 | 11 | 8 | 4 | 2 | 1 | | | | | | |
| 9. Ö . . . . | 27 | 21 | 22 | 15 | 10 | 6 | 3 | 2 | 1 | | | | | |
| 10. Ä . . . . | 27 | 19 | 15 | 10 | 16[1] | 9 | 6 | 4 | 2 | 1 | | | | |

Man ersieht aus der Tabelle, dass beim dumpfen U die Intensität der Partialtöne am schnellsten abnimmt, dass folglich auch ihre Anzahl die geringste ist. Der 7. Partialton beträgt nur noch etwa 1 Proc. der Gesammtstärke, beim hellen U und scharfen O hat sie erst beim 8., bei A beim 11., beim E beim 12. und bei J erst beim 14. Partialtone diesen Werth erreicht.

Andererseits ist es nun aber auch möglich, sich den zweiten Faktor ($x_1$, $x_2$ etc.) wegzudenken und nur die Frage zu beantworten, welche Töne von einer bestimmten, absoluten Höhe in dem oder jenem Vocale die grösste Intensität besässen, wenn ihnen nicht in Folge ihrer Stellung als niedere oder höhere Obertöne schon an und für sich eine gewisse Stärke zukäme.

Wenn also beispielsweise in irgend einem Vocalklange ein hoher Oberton, der an und für sich sehr schwach sein müsste, verhältnissmässig bedeutende Intensität besitzt, so muss diese Verstärkung seiner Intensität durch ein sehr günstiges Moment bedingt sein. Dieses günstige Moment, bekanntlich in der Resonanz der Mundhöhle gelegen, ist denn der zweite Faktor, welcher zu den verschiedenen Intensitäten der einzelnen Partialklänge hinzutritt, um sie zu derjenigen Stärke zu bringen, in welcher wir sie fertig hören. Hieraus geht andererseits hervor, dass ein tiefer Oberton, der an und für sich viel stärker ist, garnicht unter so günstige Bedingungen der Resonanz gesetzt zu werden braucht, um doch in Wirklichkeit eine grössere Intensität zu besitzen, als ein späterer, der sogar durch Resonanz verstärkt, wird. Diese Faktoren nun, welche die Intensität der einzelnen Obertöne, insofern ihnen eine bestimmte, absolute Tonhöhe zukommt, beeinflussen, sind in der folgenden Tabelle verzeichnet.

1 Nur zwei Ausnahmen finden sich. Der vierte Oberton vom dumpfen U ist stärker als der dritte, der 5. vom Ä stärker als der 4., vielleicht weil diese Vocale schwer ohne gewisse Geräusche producirt werden können, die ihrer Höhe nach eben jenem Partialton entsprechen.

Töne, welche in dem Vocale enthalten sind, alle Vocale auf c gesungen.

| Vocale. | c | g | $c_1$ | $g_1$ | $c_2$ | $g_2$ | $c_3$ | $g_3$ | $c_4$ | $g_4$ | $c_5$ | $g_5$ | $c_6$ | $g_6$ | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. Ū, dumpf | 1 | 1.2 | 1.5 | **1.9**[1] | 1.9 | 1.3 | 1.0 | | | | | | | | |
| 2. Ǔ, hell. . | 1 | 1.2 | 2.2 | **8.2** | **8.3** | 1.6 | 1.1 | 1.0 | | | | | | | |
| 3. O . . . . | 1 | 2.1 | 2.8 | 7.0 | **7.5** | 5.5 | 2.0 | 1.1 | 1.1 | | | | | | |
| 4. Å . . . . | **1** | 2.4 | 3 | 7.9 | **18** | 11 | 9 | 7 | 3 | 1.4 | 1.0 | | | | |
| 5. A . . . . | 1 | 1.6 | 2.3 | 4 | 6 | **12** | 10 | 8 | 6 | 4 | 2 | 1 | | | |
| 6. E . . . . | 1 | 1.3 | 2.3 | 3.9 | 4.3 | **5.5** | 2.5 | 2.0 | 1.5 | 1.4 | 1.3 | 1.2 | 1.1 | 1.0 | |
| 7. J. . . . . | 1 | 1.2 | 1.4 | 2.2 | 4.0 | 4.4 | **5.2** | 4.0 | 3.0 | 2.5 | 2.0 | 1.7 | 1.4 | 1.2 | 1.0 |
| 8. Ü . . . . | 1 | 1.9 | 1.5 | **2.0** | 1.8 | **2.5** | 1.6 | 1.0 | | | | | | | |
| 9. Ö . . . . | 1 | **2.0** | 1.7 | 3.7 | 3.9 | 4.0 | **4.5** | 1.8 | 1.0 | | | | | | |
| 10. Ä . . . . | 1 | 1.3 | 1.5 | 3 | 4 | **6** | 3.5 | 1.2 | 1.0 | 1.0 | | | | | |

Man erkennt hieraus, dass bei den dumpfen Vocalen die charakteristische Tonhöhe oder vielmehr die Breite der charakteristischen Tonhöhe ziemlich tief liegt, also einem der ersten tieferen Obertöne zukommt. Für das dumpfe U liegt sie in der Gegend des g′, für das helle U von g′ bis $c^2$. Je heller überhaupt die Vocale werden, je mehr sie sich also dem A nähern, um so höher wird der charakteristische Ton und um so weiter rückt er hiernach in der Reihe der Obertöne in die Höhe; beim A ist er beispielsweise gelegen bei $g^2$, die Vocale Ü, Ö, Ä zeigen zwei charakteristische Tonhöhen, für das Ü liegen die Maxima der Intensität bei g′ und $g^2$, für Ö weiter von einander entfernt bei g und $c^3$ u. s. f.

Wenn man sich der früheren Untersuchungen und Angaben von Helmholtz erinnert, so zeigt es sich, dass sich hier ganz andere charakteristische Tonhöhen ergeben, als diejenigen, die Helmholtz bezeichnet hat. Auerbach nennt die soeben mitgetheilten Tonhöhen die reducirten, charakteristischen Tonhöhen, die anderen oben mitgetheilten dagegen die scheinbaren. Die scheinbare, charakteristische Tonhöhe des U ist hiernach das f, die reducirte etwa f,, das will sagen: der stärkste Theilton, den ich unter gewissen Bedingungen beim U Klange höre, ist das tiefere f, er ist es aber nicht in Folge der verstärkten Resonanz, sondern nur in Folge seiner Stellung als einer der ersten Obertöne. Derjenige Ton, der wirklich durch Resonanz verstärkt wird — wenn er auch in Wirklichkeit nicht der stärkste zu sein braucht — dagegen das f′.

Wie man ferner sofort sieht, liegen die sogenannten scheinbaren Tonhöhen viel weiter auseinander als die reducirten. Es hat aber kürzlich Auerbach[2] gezeigt, dass die reducirten Tonhöhen in der That diejenigen sind, auf welche die Mundhöhle abgestimmt ist. Percutirt man sich näm-

1 In dieser Tabelle sind diejenigen Faktoren fettgedruckt, die als die grössten oder sich einem Maximum nähernden herausgefunden wurden.
2 Auerbach, Ann. d. Physik. N. F. III. S. 152. Leipzig 1878.

lich den Kehlkopf — den Schildknorpel — und giebt dabei dem Munde die für die Bildung der verschiedenen Vocale nothwendigen Stellungen, so hört man nach AUERBACH ganz deutlich den f dur-Accord f′ a′ c″ f″, wenn der Mund die Stellungen für U, O, A°, A annimmt. Man hört ferner bei A^E die Töne c′ bis d″

bei E hört man g′—a′
„ J „ „ f′
„ Ö „ „ gis—a′
„ Ü „ „ e′—f′.

Die Eigentöne der vorderen Partieen der Mundhöhle beim J, Ü etc. kann man natürlich auf diese Weise nicht feststellen, dagegen sehr gut diejenigen der hinteren, die jedoch mit Angaben von HELMHOLTZ nicht übereinstimmen.

Die beiden Momente, das absolute und relative, durchkreuzen einander mehrfach und leiten uns bei der Beurtheilung irgend eines Vocalklanges. Ja innerhalb einer gewissen Breite ist sogar jedes für sich im Stande, einen Vocal zu kennzeichnen. Dass wir in der Flüstersprache Vocale verstehen, danken wir lediglich dem absoluten Moment, indem wir weiter nichts als ein Geräusch von bestimmter Tonhöhe hören; ja selbst ein einfacher Ton, der durch pendelartige Bewegungen der Luft entsteht, beispielsweise eine vor einem abgestimmten Resonator schwingende Stimmgabel erweckt in uns die Vorstellung eines bestimmten Vocals und zwar, je nach der Tiefe desselben, eines U, O oder A. Dass wir ferner das U nicht in den höchsten und das J nicht in den tiefsten Stimmlagen singen können, hängt ebenfalls mit dem Moment der absoluten Tonhöhe (siehe die Tabelle auf voriger Seite) zusammen. Andererseits lässt sich nicht läugnen, dass gewisse zusammengesetzte Klänge, von deren Partialtönen keineswegs der eine oder der andere eine bestimmte, absolute Tonhöhe hat, vocalisch klingen. Nehmen beispielsweise die Obertöne sehr rasch an Intensität ab und ist der Grundton selbst nicht zu hoch, so erinnert uns dieser Klang immer an ein U; wir bezeichnen ihn als dumpf; ist andererseits die Reihe der Obertöne eine längere, so ähnelt er in gewissen Tonbreiten einem Ä u. s. f.

In wie weit das relative Moment, welches die ersten HELMHOLTZ'schen Untersuchungen zu wenig berücksichtigten, oft allein massgebend ist, das hat kürzlich in eleganter Weise SCHNEEBELI[1] dargethan. Er zeichnete mittelst des Phonautographen (s. S. 187) die Schwingungen der Luft auf, je nachdem er den Vocal O auf die Töne c′ g′ c″ e″ sang und stellte an den erhaltenen Curven durch Messung und Rechnung fest, dass das Charakteristische für diesen Vocal gar nicht eine bestimmte, absolute Tonhöhe war, sondern dass unter allen Umständen der erste Oberton aus der

1 SCHNEEBELI, Arch. d. sc. phys. et natur. I. p. 149. Genf 1879.

Klangmasse hervortreten musste, mochte die absolute Tonhöhe, in welcher der Vocal gesungen wurde, sein, welche sie wollte.

Hiermit stimmen meine eigenen Beobachtungen, die ich am Edison'schen Phonographen (s. S. 189) angestellt habe, überein. Wenn nämlich immer die absolute Tonhöhe für irgend einen Vocal das wesentlich Charakteristische wäre, so müsste, wenn man in den Phonographen irgend einen Vocal bei einer gewissen Drehungsgeschwindigkeit der Walze hineinsingt oder spricht, sich regelmässig die Vocalfarbe ändern, sobald bei der Reproduction des Lautes die Walze entweder schneller oder langsamer gedreht wird. Das ist nun aber nicht der Fall, namentlich ändert sich — so weit meine, allerdings nicht mit einem sehr vollkommenen Apparate angestellten Versuche zeigen — das O verhältnissmässig am wenigsten, am ehesten wird bei schnellerer Rotation noch das A zu einem Ä. Zu ähnlichen Resultaten gelangten, wie ich eben sehe, die Engländer Fleeming Jenkin und J. A. Ewing [1], die auch bei den verschiedensten Drehungsgeschwindigkeiten der Walze natürlich eine Aenderung in der Tonhöhe, aber keine in der Klangfarbe zu erkennen vermochten.

Im Besitze dieser eben dargelegten Kenntnisse sind wir nun auch im Stande, kurz auf einige, gegen die früheren Helmholtz'schen Ansichten gerichteten Angriffe einzugehen. Vor allen Dingen erwähne ich der Arbeit von v. Qvanten [2], der aus der Angabe von Helmholtz, dass immer ein Ton von bestimmter Höhe, der zugleich Oberton des Stimmbänderklanges sein soll, die Unzulänglichkeit der Helmholtz'schen Theorie ableiten zu können glaubte. Sei beispielsweise der charakteristische, aus dem Klange hervortretende Ton des U das f, so sei es klar, dass das U nicht gesungen werden könne auf alle diejenigen Töne, die eben f nicht als einen Oberton enthalten. Aehnliches gelte für alle anderen Vocale in demselben oder noch viel höherem Grade. G. Engel [3] hat zwar behauptet, dass unter diesen Umständen anstatt des charakteristischen Tones die ihm zunächst liegenden Obertöne etwas verstärkt werden, wodurch die Vocale eine schlechte Klangfarbe bekommen. Indess auch dies sei nicht richtig; denn der Vocal A klingt beispielsweise ebenso gut auf cis wie auf c, obwohl sein charakteristischer Ton das b'' nur in dem Klange des c enthalten ist. Singe man ferner die Tonleiter auf irgend einen Vocal, so müsse dessen Klang bald deutlich hervortreten, bald wieder verschwinden, je nachdem mit der Aenderung des Grundtones der charakteristische Ton des Vocals in den Obertönen auftrete und verstärkt werden könne oder aus deren Reihe verschwinde. Da die Erfahrung nun all diesen direct aus der Theorie zu folgernden Schlüssen widerspricht, so könne sie selbst nicht richtig sein. — Diesen Einwänden gegenüber macht nun Helmholtz selbst Folgendes geltend.

Ein Körper von erheblicher Masse, der seine Schwingungen möglichst frei von allen Hemmungen durch die benachbarten Körper aus-

1 Fleeming Jenkin und J. A. Ewing, Nature XVII. p. 384. London and New-York 1878. Die ausführliche, soeben veröffentlichte Arbeit dieser Forscher findet sich in den Transactions of royal society of Edinburgh Vol. XXVIII. S. 745. 1879.

2 v. Qvanten, Ann. d. Physik CLIV. S. 272. Leipzig 1875.

3 G. Engel, Die Vocaltheorie von Helmholtz und die Kopfstimme; ausserdem Arch. f. Anat. u. Physiol. 1869. S. 309.

führen kann, und dessen Bewegung auch nicht durch innere Reibung seiner Theile gedämpft wird, wie beispielweise eine Stimmgabel, wird in resonatorische Schwingungen versetzt nur durch Töne von sehr eng begrenzter Tonhöhe und auch durch diese nur nach verhältnissmässig langer Einwirkung des primär tönenden Körpers. Solche Körper hingegen, die ungemein leicht und wenig dicht sind, werden durch Töne verschiedenster Höhe zum Mitschwingen gebracht. So auch die Luft der Mundhöhle; ihre weichen Wandungen und ihre nicht unbedeutende Communicationsöffnung mit der freien atmosphärischen Luft vernichtet ungemein schnell die in ihr erzeugten oscillatorischen Erschütterungen. Schnellt man einen Finger an die Backe, während die Mundhöhle für einen Vocal der UOA Reihe eingestellt ist, so hört man deshalb einen schnell verklingenden Ton von bestimmter Höhe.

Hierin liegt nun der Grund, dass wenn wir irgend einen Vocal sprechen oder singen, die Luft der Mundhöhle doch durch die nahe gelegenen Obertöne in ausreichend starke Mitschwingungen versetzt wird, um den Vocal, namentlich im Anfange eines kräftigen Stimmeinsatzes, deutlich zu charakterisiren; denn dann macht sich wenigstens auf kurze Zeit die Resonanz der Mundhöhle bemerklich. Ein kurzer Tonstoss von der charakteristischen Höhe bestimmt den Vocal. Beim Gesange hingegen, wo so scharfe Stimmeinsätze seltener sind, leidet in Folge dessen auch die Deutlichkeit der Vocale, namentlich wenn sie in den höheren Stimmlagen angegeben und in einer für sie ungünstigen Höhe einige Zeit ausgehalten werden sollen.

## 2. *Objective Methoden, die Vocalklänge zu analysiren.*

### A) Die König'schen Flammenbilder.

Im Jahre 1864 erfand R. König[1] die sogenannte manometrische Kapsel. Es ist dies ein kleiner, niedriger Hohlcylinder, dessen eine Basis mit einer zarten Membran überspannt ist, während in der Mitte der gegenüberliegenden festen Wand ein in eine kleine Spitze auslaufendes, rechtwinklig gebogenes Röhrchen aufsitzt. In das Kästchen mündet ausserdem eine zweite weitere Röhre, durch welche Gas in den Hohlraum eintritt. Dasselbe entweicht durch die erst beschriebene Röhre und wird daselbst entzündet. Die Membran begrenzt zu gleicher Zeit einen zweiten Hohlraum, der durch einen weiten Gummischlauch mit einem conischen Ansatzstück vereint ist. Singt oder spricht man daher in das conische Ansatzstück, so wird die Membran als ungemein leichter, elastischer Körper gezwungen, die den Klang zusammensetzenden Einzelerschütterungen mitzumachen und indem sie sich, je nach der Schnelligkeit und Intensität der Luft-

---

1 R. König, Ann. d. Physik CXXXXVI. S. 161. 1872.

verdichtung und Luftverdünnung in den Kapselraum hineinbaucht und denselben verkleinert oder aus demselben heraus sich bewegt und ihn vergrössert, treibt sie das durch die Kapsel strömende Gas mit verschieden grosser Geschwindigkeit aus und bewegt die Flamme in annähernd derselben Weise, wie sie selbst durch den entsprechenden Klang bewegt wird. Diese Erzitterungen der Flamme werden in einem rotirenden Spiegel aufgelöst und geben dann die bekannten zackigen Flammenbilder. Freilich zeigen dieselben nicht diejenige Formengleichheit, die man von vornherein erwarten sollte. Eine jede geringe Aenderung in der Vocalfarbe ändert das Flammenbild oft in hohem Masse, und so wie ein und derselbe Vocal, von zwei Personen ausgesprochen, nicht gleich klingt, so sieht er auch nicht gleich aus. Im Allgemeinen aber gilt das Gesetz, dass die dumpfen Vocale, O und U, die nicht so reich an Obertönen sind, einfachere Bilder geben, als die helleren A, E und J. Nicht selten sieht man beim U eine Reihe ganz gleicher, scharf gezeichneter, tiefer Zacken, beim E und namentlich beim J hingegen sind die Spitzen der Zacken verwischt, weil die hohen Obertöne sich in Folge der Trägheit der Membran oder der Störungen durch das strömende Gas nicht genau auf die Flammen übertragen oder bei tieferer Stimmlage höchstens als kleine glänzende Pünktchen zu sehen sind. Die Zacken selbst sind gewöhnlich flacher.

Fig. 62. Die KÖNIG'schen Flammenbilder der Vocale U, O, A, E, J, gesungen auf c'.

Obenstehende, der Arbeit von KÖNIG entnommene Bilder verdeutlichen das Gesagte. Die Vocale sind alle auf den Ton c' gesungen. (S. Fig. 62).

### B) Der Phonautograph von Scott und König.[1]

Ein zweites Mittel, die Vocalklänge objectiv darzustellen, beruht auf der graphischen Methode. Man lässt geradezu eine Membran ihre Schwingungen, die sie vollführt, wenn sie in dem oder jenem Vocale angesprochen wird, auf eine sich bewegende Fläche aufschreiben. Dies geschieht vermittelst des Phonautographen. — Der Apparat, so wie er jetzt gebräuchlich ist, stellt ein hohles Paraboloid von etwa 50 cm. Länge dar, welches in der Gegend seines Brennpunktes abgestutzt und daselbst mit einer zarten Membran überzogen ist. Die Membran, welche sich mehr oder weniger anspannen lässt, trägt dort, wo sie die ausgiebigsten Bewegungen macht, einen kleinen Schreibstift (aus Aluminium oder eine starke Borste), der die Erschütterungen der Membran auf einen rotirenden, berussten Cylinder aufzeichnet, der zugleich bei der Rotation fortschreitet.

Der erste, welcher vermittelst dieses Apparates Untersuchungen über die Klangbilder der Vocale anstellte, war meines Wissens DONDERS.[2] Er fand, dass jeder Vocal, auf eine bestimmte Höhe gesungen, eine und nur eine charakteristische Curve[3] giebt, die jedoch für das U, Ü und J nahezu einfach d. h. eine Sinuscurve ist, im ersten Fall, weil in dem U Klang in der That wenig Obertöne enthalten sind, im zweiten Fall, weil sich die hohen Partialtöne des J Klanges nicht gut auf die Membran übertragen und durch die Bewegung und Reibung des Schreibstiftes vernichtet werden.

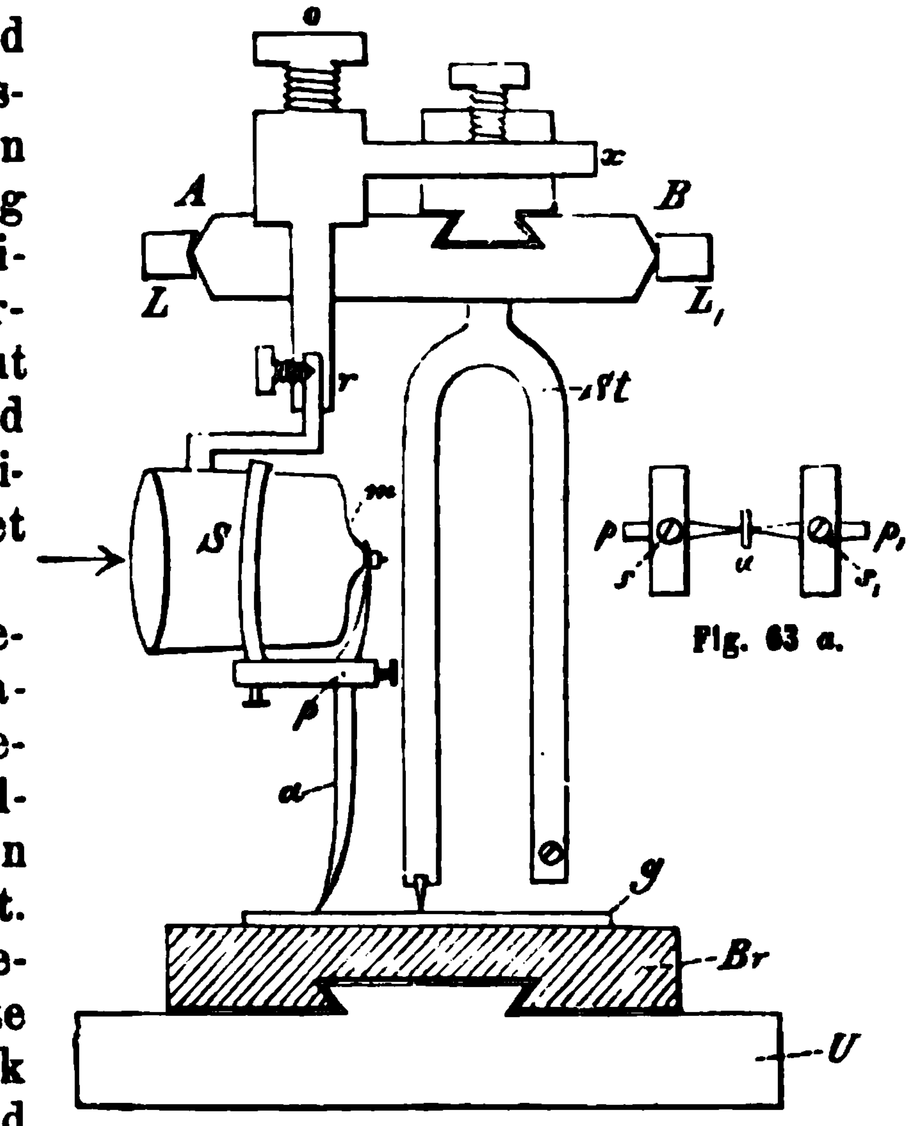


Fig. 63. HENSEN's Phonautograph.

Der Apparat ist nun in neuerer Zeit verbessert worden. Namentlich hat HENSEN, dessen Liebenswürdigkeit ich die nachfolgenden Curven danke, ihn in hohem Masse vervollkommnet. Den Apparat von HENSEN zeigt nebenstehende, schematische Skizze (s. Fig. 63). An dem Balkenwerk $AB$, welches in den Lagern $L$ und $L_1$ so ruht, dass es auf eine ela-

1 Siehe PISCO, Die neueren akustischen Instrumente. Wien 1868, woselbst auch die Geschichte des Apparates nachzusehen.
2 DONDERS, Ann. d. Physik CXXIII. S. 527. 1864.
3 In welcher Weise man aus solch' einer Curve auf die Existenz von starken oder schwachen Obertönen etc. Schlüsse machen kann, das siehe in der physiologischen Akustik.

stische Feder gestützt, eine horizontale Stellung einnimmt, ist befestigt 1) eine Stimmgabel *St*, deren eine Zinke mit einer schreibenden Spitze versehen ist; 2) die trommelfellartig gespannte Membran m mit dem Schalltrichter *S*, in den man hineinsingt oder spricht. Auf der Mitte der Membran ist der Schreibstift *a* befestigt, der einen zweiarmigen, um den Punkt *p* sich drehenden Hebel vorstellt. Der Theil 2 des Apparates ist übrigens so angebracht, dass er senkrecht zur Ebene des Papieres in dem Balken *AB* verschoben und ausserdem durch Drehung um die Axe *x* mehr oder weniger schief gestellt und mit Schrauben fixirt werden kann. Hierdurch ist man im Stande den Schreibstift *a* in verschiedenem Winkel gegen die Glasplatte *g* einzustellen, was für das Zeichnen der Curven von Wichtigkeit. Auch gestattet die Einlenkung bei *r* eine Drehung des Schalltrichters um die Axe *ro* und die Schraubenvorrichtung bei *o* eine Verschiebung desselben in der Richtung *r o*.

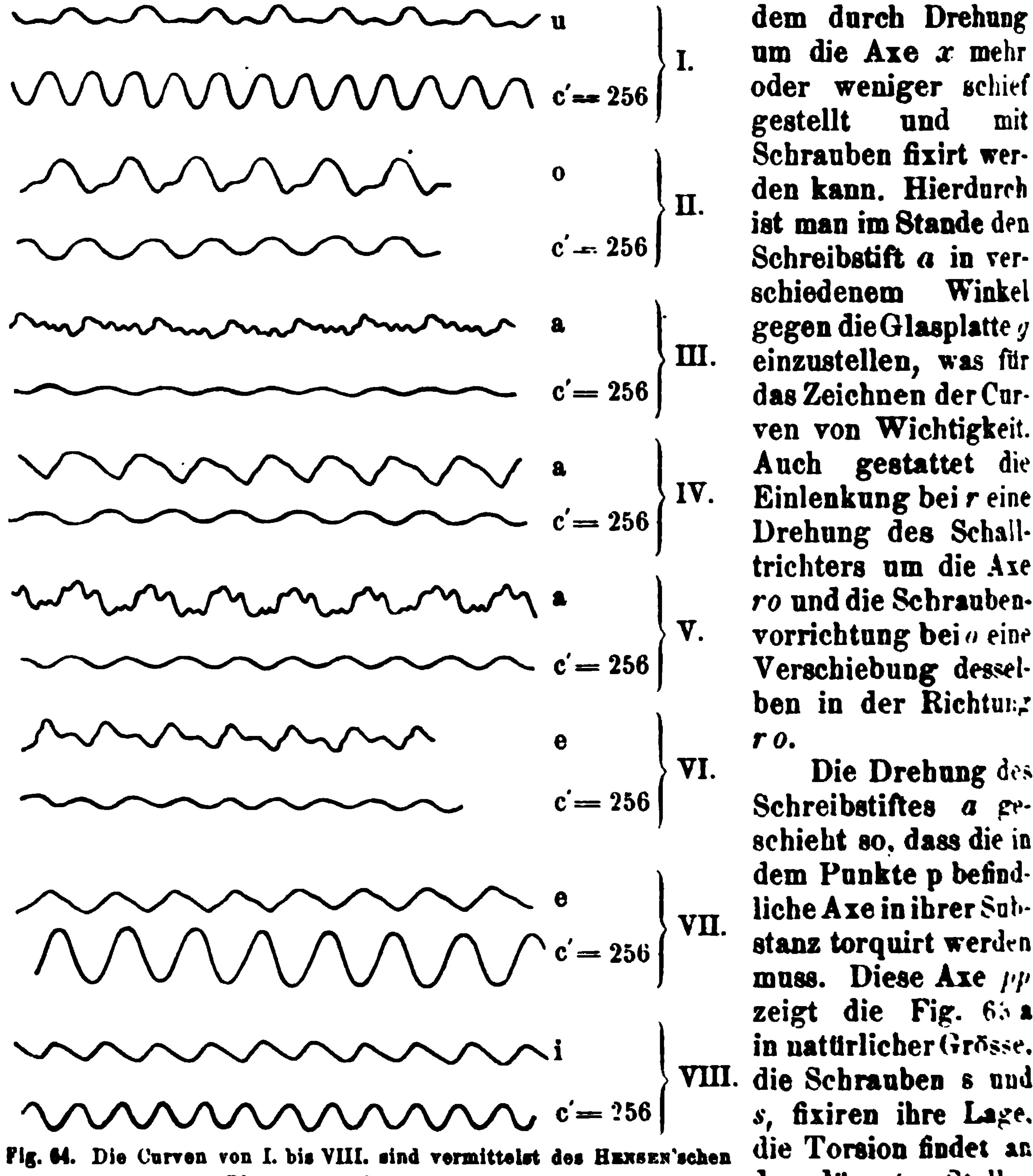



Fig. 64. Die Curven von I. bis VIII. sind vermittelst des Hensen'schen Phonautographen gewonnen.

Die Drehung des Schreibstiftes *a* geschieht so, dass die in dem Punkte p befindliche Axe in ihrer Substanz torquirt werden muss. Diese Axe *pp* zeigt die Fig. 65 a in natürlicher Grösse, die Schrauben s und *s*, fixiren ihre Lage, die Torsion findet an den dünnsten Stellen nahe dem Schreibstift *a* statt). Hierdurch und durch ihre Form wird die Membran in hohem Masse in ihren Eigenschwingungen gehemmt (gedämpft), sie giebt deshalb die Erschütterungen der Luft auf das Genaueste wieder. Der Schreibstift *a* zeichnet mit minimaler Reibung dicht neben der Stimmgabel auf eine berusste Glasplatte *g*, die auf dem Brette *Br* befestigt ist

Dieses selbst wird in einem passenden Ausschnitt auf der Unterlage *U* senkrecht zur Ebene des Papiers mit der Hand fortbewegt.

Auch SCHNEEBELI[1] hat seine oben (S. 183) erwähnten Curven auf eine Glastafel gezeichnet, den Schreibstift aber grössere Excursionen machen lassen, als dies HENSEN gethan; denn die HENSEN'schen Curven sind alle mikroskopisch und mit blossem Auge nicht zu entziffern, aber deshalb den ursprünglichen Schwingungen der Luft um so ähnlicher. Die vorstehende Figur 64 zeigt einige HENSEN'sche Vocalcurven, alle 28 mal vergrössert. Die absolute Höhe, in welcher der Vocal gesungen wurde, ergiebt sich ohne Weiteres aus der darunter gezeichneten Stimmgabelcurve, die von der Stimmgabel $c'$ (256 Schwingungen) herrührt.

### C) Der Phonograph von Edison.

Der erfindungsreiche, geniale Amerikaner THOMAS A. EDISON hat kürzlich die Aufgabe gelöst, die verschiedenen Klänge und Geräusche nicht blos graphisch darzustellen und die für jeden Klang und jedes Geräusch eigenthümlichen Erschütterungen einer Membran in eine festweiche Masse einzugraben, sondern die so erzeugten Vertiefungen wieder als Tonerreger für die Membran zu benutzen, ähnlich den Zähnen eines Savart'schen Rades und auf diese Weise die Membran zu zwingen, dieselben Klänge und Geräusche zu erzeugen, mit denen man sie angesprochen. Der Bau dieses einfachen und interessanten Apparates ist folgender: Eine Membran, die in ihrer Mitte einen kleinen Stift trägt oder vermittelst einer elastischen Unterlage auf einen, an einem Stahldraht befestigten Stift drückt, ist über das eine Ende eines Hohlcylinders aufgespannt, in dessen anderes, sich conisch erweiterndes Ende hineineingesprochen oder gesungen wird. Dieses cylindrische Sprachrohr steht mit seiner Axe senkrecht auf der Oberfläche eines horizontalen rotirenden Cylinders, an dessen Mantelfläche es durch eine Schraubenvorrichtung mehr oder weniger heranbewegt, oder von der es überhaupt ganz entfernt werden kann.

Die Mantelfläche des horizontalen Cylinders, welcher bei der Rotation zu gleicher Zeit horizontal fortschreitet, stellt ein Schraubengewinde dar, gleich demjenigen, welches in die Axe des Cylinders eingeschnitten ist. Wenn man nun den Cylinder mit mässig dickem Stanniol überzieht und den Stift der Membran genau so einstellt, dass er über einer Vertiefung des Schraubenganges zu stehen kommt (das Stanniol leise berührend), so macht der Stift natürlich, sobald man in das Schallrohr spricht und die Membran hierdurch in Erzitterungen versetzt, je nach der Art und Stärke des Stimmklanges verschieden gestaltete Vertiefungen in das hohl liegende Stanniol.

Führt man nun diese Abdrücke in derselben Reihenfolge, in welcher sie gemacht wurden und mit derselben Geschwindigkeit an dem Stift der Membran vorbei, so dass dieser wieder genau in die Vertiefungen versinkt, die er sich eben vorher gegraben, so wird auch die Membran in dieselben Schwingungen versetzt, in welche sie durch das gesprochene Wort versetzt wurde und sie spricht jetzt das nach, was man in den

1 SCHNEEBELI, Arch. d. sc. phys. et nat. LXIII. p. 79. Genève 1878.

Schalltrichter hineingesprochen. Obwohl natürlich bei dem Einpressen des Stiftes in die weiche Zinnfolie eine nicht unbeträchtliche Arbeit geleistet wird, und selbstverständlich die reproducirte Sprache immer viel schwächer sein muss als die ursprüngliche, so ist es geradezu wunderbar, mit welcher Genauigkeit die verschiedenen Stimmklänge von einem guten Apparate nachgebildet werden.

Es liegt nun nahe, diejenigen Eindrücke genauer zu studiren, welche durch die Aussprache der verschiedenen Vocale in das Stanniol gemacht werden. Diese Aufgabe hat man in doppelter Weise gelöst. Einmal dadurch, dass man sich die Eindrücke en face mit dem Mikroskop betrachtete oder in vergrössertem Massstabe photographirte, ein Verfahren, welches aber, so viel ich davon gesehen, kein gutes Bild von den Schwingungen der Membran giebt, wenn es auch z. B. zeigt, dass bei dem J die Vertiefungen viel flacher sind, als bei dem O oder U etc.; das Profil jener in das Staniol gegrabenen Vertiefungen lehrte jedoch auf eine sinnreiche Methode kürzlich Alfred M. Mayer[1] kennen, indem er einen Fühlhebel mit seinem kürzeren Arm in die Vertiefungen sinken liess (so wie es der Stift der Membran bei der Reproduction der Laute thut), während der längere Arm auf einer gleichmässig fortbewegten, berussten Glasplatte das vergrösserte Profil der Vertiefungen aufzeichnete. Er fand hierbei, dass beispielsweise die Vocalcurve des Ä (in dem Worte bat) ungemein viel Aehnlichkeit hat mit derjenigen, welche der König'sche Spiegel zeigt, wenn man die Membran der manometrischen Kapsel aus derselben Entfernung anspricht, wie diejenige des Phonographen.

### D) Das Telephon.

Das Telephon in der Form, wie es heut zu Tage einem Jeden bekannt ist, eine Erfindung des geistvollen Amerikaners Graham Bell, ist gleichfalls für die Theorie der Vocale von Interesse. Das Wesentliche des Telephons bildet eine Membran, aber eine Membran von Eisen, die, so wie die des Phonautographen oder Phonographen, durch die Lufterschütterungen, welche jedem Sprachlaute eigenthümlich sind, in bestimmte Oscillationen versetzt wird.

Diese Membran schwingt in unmittelbarer Nähe eines weichen Eisenkernes, der mit einer Drahtspirale umgeben ist und auf einem mittelstarken Magneten aufsitzend, selbst ein Magnet wird. Die Enden der Drahtspirale führen zu einem zweiten Apparat, der denselben Bau hat, wie der eben genannte.

Je nachdem sich nun die dünne Eisenplatte dem Magneten viel oder wenig, schnell oder langsam nähert, erzeugt sie durch Aenderung seines Magnetismus Inductionsströme in der ihn umgebenden Drahtspirale, welche, durch die Drahtspirale des zweiten Apparates gehend, den Magneten des zweiten Telephons in ganz derselben Weise beeinflussen, wie der erste es wurde durch die schwingende Membran. Das Resultat für das zweite Telephon ist daher, dass auch seine Platte dieselben Schwingungen wie die Platte im ersten Telephon, wenn auch in geringeren Amplituden, ausführt. Die zweite Platte erzeugt demzufolge auch dieselben Klänge und

[1] M. Mayer, Nature XVII. p. 469. 1878.

Geräusche und giebt in bedeutender Entfernung von dem Entstehungsorte der Klänge und Geräusche diese selbst ziemlich deutlich wieder.

du Bois-Reymond[1] war der Erste, welcher auf die Bedeutung des Telephons für die Theorie der Sprachklänge, insonderheit der Vocale, aufmerksam machte. Wie Helmholtz nachgewiesen und wie sich aus der unten mitzutheilenden Synthese der Vocale ergiebt, ist für die Klangfarbe nur bestimmend die Menge und relative Stärke der Partialtöne, ihre Schwingungsphasen aber haben auf die Klangfarbe keinen Einfluss. du Bois-Reymond glaubte nun auf Grund der Theorie elektrischer Inductionen schliessen zu dürfen, dass bei der Wiedererzeugung des Klanges im zweiten Telephon nothwendigerweise eine Verschiebung der Phasen der einzelnen Partialtöne eintreten müsse. Da nun aber die Vocalklänge bestehen bleiben und im zweiten Telephon so gehört werden, wie sie in das erste hineingesprochen wurden, so ergebe sich auch hieraus die Richtigkeit des Helmholtz'schen Satzes, dass die Phasenverschiebungen der einzelnen Partialtöne den Gesammtklang nicht alteriren.

Hingegen wies nun Hermann[2] experimentell nach, dass eine Phasenverschiebung bei der Induction schlechterdings nicht stattfinden kann; denn wenn man in ein Telephon zu gleicher Zeit hineinleitet 1) einen oscillirenden Inductionsstrom (*abcde* s. Fig. 65), erzeugt durch eine magnetische Stimmgabel, welche vor einer Drahtspirale (*A*) schwingt, 2) einen oscillirenden secundären Inductionsstrom *fdc*, durch den eben genannten primären inducirt, so tritt je nach der Richtung des zweiten Stromes entweder eine Vernichtung des Stimmgabeltones oder Verstärkung (nahezu Verdoppelung) desselben auf, verglichen mit der Stärke desjenigen Tones, den wir hören, wenn er entweder allein auf dem Wege *abcde* oder *dcf* gehört wird. Hieraus folgt unwiderleglich, dass bei der Induction keine Phasenverschiebung um 1/4 Periode, wie es von du Bois-Reymond angenommen wurde, stattfindet, sondern dass die Phasen der einzelnen Schwingungen genau zusammenfallen. Demnach findet, wenn die gleichen Schwingungszustände sich zeitlich decken, eine Verdoppelung oder im entgegengesetzten Falle nahezu ein Aufheben des Stimmgabeltones statt.

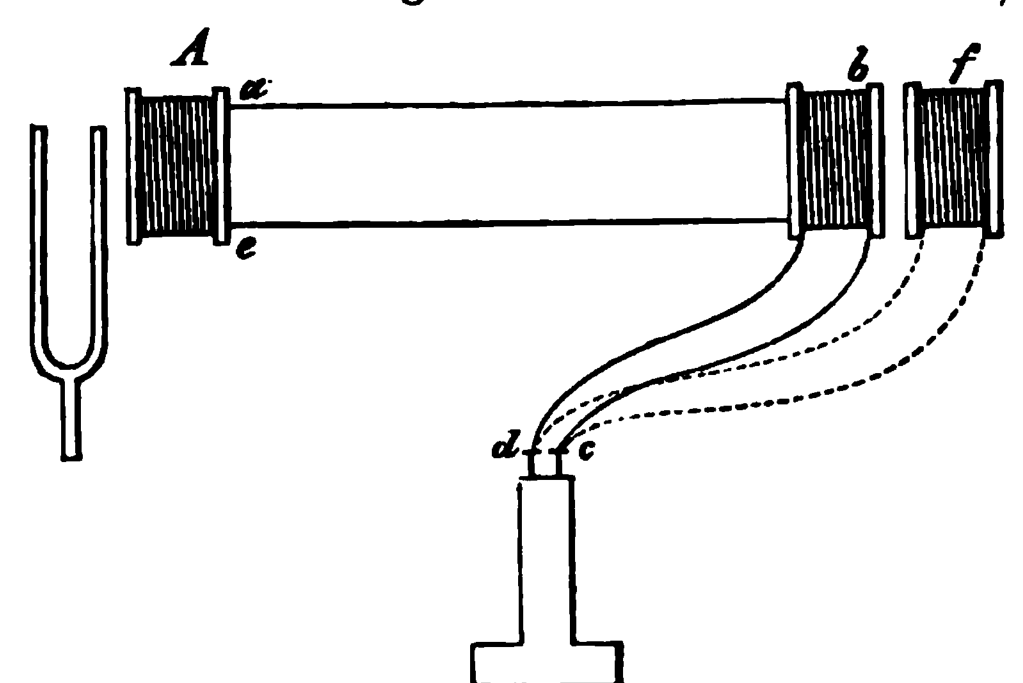


Fig. 65. Der Hermann'sche Telephonversuch (schematisch).

Kürzlich haben denn auch F. H. Weber[3] und Helmholtz[4] auf theoretischem Wege durch Rechnung nachgewiesen, dass, wenn man nicht blos die Induction jedes Stromkreises auf den benachbarten, sondern auch die jedes Stromkreises auf sich selbst berücksichtigt, man dann auch nicht zu der An-

1 du Bois-Reymond, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 573.
2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVII. S. 319.
3 F. H. Weber, Vjschr. d. natur. Ges. in Zürich 1878. S. 265.
4 Helmholtz, Monatsber. d. Berliner Acad. 11. Juli 1878.

nahme gelangt, dass bei der Induction eine Phasenverschiebung stattfinden müsse, ausgenommen höchstens tiefe Töne, die auch in ihrer Stärke etwas benachtheiligt werden. Hätte nämlich dieses letztere stattgefunden, so wäre entweder die Theorie der elektromagnetischen Induction, auf Grund deren die elektromagnetische Kraft des Inductionsstromes dem Differentialquotienten der primären Stromintensität proportional ist, oder die Helmholtz'sche Theorie, welche die Klangfarbe nur von der Menge und relativen Stärke der Partialtöne, nicht von deren Phase abhängen lässt, in grellen Widerspruch gerathen mit der Praxis am Telephon. Auf Grund der ersten Theorie hätte zugleich mit der Phasenverschiebung, namentlich bei mehrfacher Induction, stattfinden müssen eine bedeutende Verstärkung der späteren Partialtöne, also nach Helmholtz eine Aenderung des Vocalklanges, die aber in der That auch nach mehrfacher Induction, wie Hermann gezeigt, nicht zu constatiren war. Diese Widersprüche lösen sich nun durch die eben genannten Arbeiten auf. —

Es ist hier noch der Ort, eines interessanten Versuches zu gedenken, der wohl von einer grossen Anzahl von Physiologen gleichzeitig[1] angestellt wurde, dessen elegante Form wir aber du Bois-Reymond[2] verdanken, der ihn auch zuerst veröffentlichte. Wenn man nämlich die Drähte eines Telephons nicht mit denen eines anderen verbindet, sondern zwischen sie in passender Weise den Nervus ischiadicus eines Froschschenkels einschaltet, so zuckt dieser nur bei gewissen Vocalen, die man in das Telephon hineinspricht. Am besten reagirt er auf u, o und a, viel weniger auf e und, so gut wie gar nicht, auf i. Ruft man ihn daher an „zucke“, so zuckt er, „liege still“, so bleibt er ruhig.

Die Erklärung dieses interessanten Versuches ist nach dem, was wir aus der Analyse der Vocalklänge vermittelst schwingender Membranen wissen, nicht schwer. Wie wir nämlich bei den König'schen Flammenbildern und dem Phonautographen oder Phonographen direct sehen konnten, schwingt die Membran in Folge des J Klanges nicht in so weiten Excursionen, wie in Folge des U Klanges. Demnach sind natürlich auch die einzelnen Inductionsströme bei dem J schwächer als bei den anderen Vocalen.[3]

## V. Die Synthese der Vocale.

### *1. Der Stimmgabelapparat von Helmholtz.*

Die künstliche Zusammensetzung der Vocalklänge aus einfachen Tönen, eine zweite Erfindung von Helmholtz, ist geeignet die schon

---

1 Siehe Goltz, Ein Vorlesungsversuch etc. im Arch. f. d. ges. Physiol. XVI S. 189 und Hermann, Notiz über das Telephon im Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 264

2 du Bois-Reymond, Arch. f. Physiol. etc. 1877. S. 573.

3 Diese verschieden starke Erschütterung schwingender Membranen, je nachdem sie in verschiedenen Vocalen angerufen werden, lässt sich auch sehr leicht aus folgendem Versuche entnehmen. Wenn man auf einen kleinen runden Rahmen von Draht oder Holz eine Seifenblasenmembran spannt, so sieht man bei den verschiedenen Vocalen die Farben der Blase in grösserer oder geringerer Bewegung, ja nicht selten platzt sie, während in ihrer Nähe ein U oder O, aber niemals caeteris paribus, wenn ein J gerufen wird. Im Gegensatze hierzu stehen bekanntlich die meisten „sensitiven Flammen“, die viel besser auf hohe Töne oder den Vocal J, als auf tiefere reagiren und ihre Formen verändern. S. J. Tyndall, Der Schall S. 286. Braunschw. 1869

bei der Analyse der Vocale gefundenen Thatsachen von anderer Seite her zu bestätigen. Das Princip der Synthese des Vocalklanges ist einfach, seine Ausführung schwierig. Es handelt sich darum, reine continuirliche Töne zu erzeugen, deren Schwingungszahlen sich zu einander verhalten wie 1 : 2 : 3 u. s. w. und deren Stärke beliebig geändert werden kann. Diese Aufgaben löste HELMHOLTZ durch folgenden Apparat.

Eine Reihe Stimmgabeln, welche dem Tone B und seinen harmonischen Obertönen (b, f, b', d'', f'', gis'', b'') entsprechen, wurden durch eine elektrische Unterbrechungsstimmgabel in regelmässige Schwingungen versetzt, so dass ihre durch Resonatoren hörbar gemachten Töne, einzeln oder gemeinschaftlich in beliebiger Stärke erzeugt und vereinigt werden konnten.

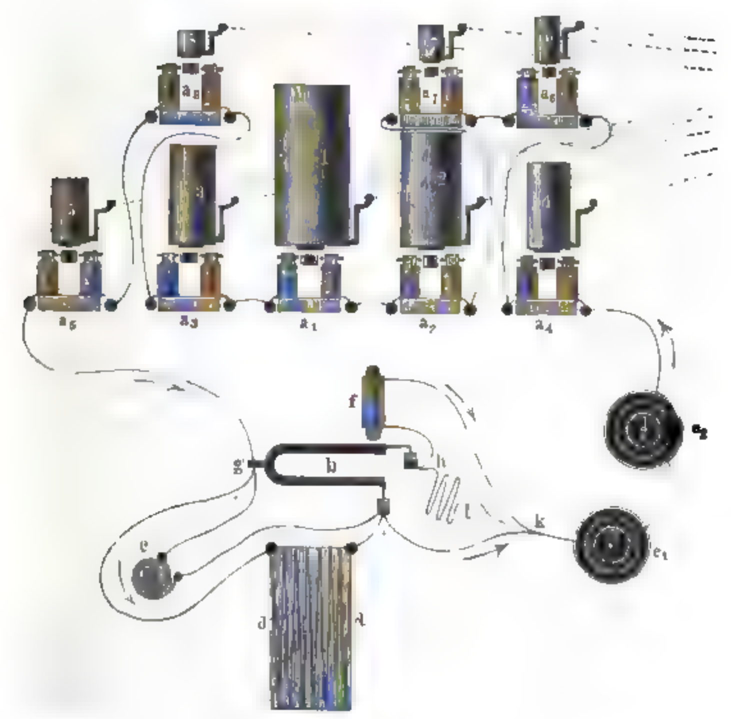



Fig. 66. Der Vocalapparat von HELMHOLTZ (schematisch).

Der Unterbrechungsapparat (s. Fig. 66) stellt dar eine grosse in horizontaler Lage befestigte Stimmgabel (*b*), deren eine Zinke, gewöhnlich die obere, die Unterbrechung eines elektrischen Stromes nach Art eines WAGNER'schen Hammers besorgt. An der Spitze der Zinke ist ein rechtwinklig gebogener Platindraht befestigt, welcher in ein kleines Gefäss

eintaucht, das mit Quecksilber und Alkohol gefüllt ist. Der elektrische Strom geht nun von den Elementen um den hufeisenförmigen Elektromagneten *f*, zwischen dessen Polen die magnetische Stimmgabel *b* steht, tritt in das Quecksilbernäpfchen ein, geht, wenn Contact stattfindet, durch die obere Zinke der Stimmgabel und deren Griff (*g*) nach allen übrigen Elektromagneten, $a_1$, $a_2$ bis $a_8$, zwischen deren Schenkeln die tönenden Stimmgabeln (die man alle im Aufblick sieht) aufgestellt sind.

Diese werden nun, weil ihre Schwingungen genau 2-, 3- oder *n* mal so schnell erfolgen, wie die der Unterbrechungsgabel, von ihren Elektromagneten in ausdauernde Oscillationen versetzt, indem sie selbst magnetisch, entweder beim jedesmaligen Auseinanderschwingen von den Polen des Elektromagnets momentan angezogen werden oder dieses erst bei ihrem zweiten, dritten Schwunge u. s. w. geschieht. Vor ihnen befinden sich cylindrische, abgestimmte Resonatoren, welche den Stimmgabeln genähert oder von ihnen entfernt werden und deren den Gabeln zugewendete Oeffnungen durch eine Klappe ganz und gar geschlossen oder in verschiedenem Grade geöffnet werden können. Im ersten Falle hört man die Schwingungen der Gabel, auch wenn sie stark sind, gar nicht, weil sie sich nicht durch ihre feste Umgebung auf die Luft übertragen können; denn der Apparat ruht auf untergeschobenen Gummischläuchen. Im zweiten Falle dagegen hört man den Ton der Stimmgabel mehr oder weniger stark je nach der Grösse der Oeffnung.

Vorstehende dem Werke von HELMHOLTZ entnommene schematische Skizze erläutert die Aufstellung des Apparates. Die Unterbrechung ist hier so angeordnet, dass die Stimmgabel beim Auseinanderschwingen der Zinken den Kreis bei *h*, bei ihrer gegenseitigen Annäherung bei *i* öffnen. Von den Elementen *e* und *e*, geht zunächst ein Leitungsdraht zu den verschiedenen Elektromagneten, der andere führt zum Unterbrechungsapparat, indem er sich in die Zweige *kf* und *ki* spaltet und den elektrischen Strom je nachdem ein Mal durch die obere, das andere Mal durch die untere Zinke der Gabel nach ihrem Griff (*g*) und den Elektromagneten $a_1$ bis $a_8$ leitet. Zwischen *g* und *i* sind noch 2 Nebenschliessungen angebracht, die eine *gc* enthält bei *c* einen Condensator, dazu dienend, das Geräusch des Funkens an der Unterbrechungsstelle abzuschwächen, die zweite ist eine Nebenschliessung von beträchtlichem Widerstand, aus hin- und hergeführtem dünnen Drahte *dd* bestehend. Sie hebt das Geräusch des Funkens fast ganz auf, weil sie die kräftigen Extracurrenten, welche bei Oeffnung in Folge der vielen Elektromagnete unvermeidlich entstehen, in sich ableitet, und bei geschlossenem Strom in Folge ihres grossen Widerstandes (der viel grösser sein muss als alle Drahtleitungen der Elektromagnete zusammengenommen), den die Gabeln bewegenden elektrischen Strom kaum abschwächt. Zwischen *h* und *k* fand HELMHOLTZ noch nöthig einen Seitenzweig, *hlk*, von mässigem Widerstand einzuschalten, um den Strom in den Elektromagneten so zu schwächen, dass die Gabel *b* nicht zu heftige Schwingungen macht.

Wurde nun die Untersuchungsgabel in Bewegung gesetzt, so hörte man, trotzdem alle Stimmgabeln schwangen, bei geschlossenen Resonatoren nur ein leises Summen, entfernte man aber die Klappen

von den Oeffnungen der Resonatoren, so kamen die entsprechenden Töne kräftig zu Gehör. Die Stimmgabel B allein gab ein dumpfes U, viel dumpfer, als es die Sprache hervorbringen kann; der Klang wurde dem U ähnlicher, wenn man den zweiten und dritten Partialton b und f' schwach mittönen liess.

Ein sehr schönes O brachte HELMHOLTZ hervor, indem er b' stark angab, daneben schwächer b, f'' und d''' und zugleich den Grundton B etwas dämpfte. Verstärkte er dann wieder den Grundton B und schwächte die Obertöne ab, so sprach der Apparat wieder deutlich U hinter dem O. A wurde erhalten, indem man die höchsten Obertöne vom 5. bis 8. möglichst hervortreten liess und die unteren schwächte. Die Vocale Ä, E, J und Ö, Ü gelangen schlecht, weil es vermittelst des geschilderten Apparates schwer, beziehungsweise unmöglich war, die in jenen Vocalen charakteristischen hohen Obertöne ausreichend stark hervortreten zu lassen.

Wurde als der tiefste Ton aller Stimmgabeln nicht B, sondern b gewählt, so ergab dieses allein wiederum einen deutlichen Uklang, ein O kam heraus, wenn neben *b* der erste Oberton b' kräftig, f'' dagegen schwach angegeben wurde. Liess man dagegen b' und f'' mässig stark, dagegen b'' und d''' kräftig tönen, so erschien ein A; dieses ging in Ä über, wenn man b' und f'' etwas verstärkte, b'' dagegen dämpfte, und d''' und f''' möglichst stark hervortreten liess. Für E musste man die beiden tiefsten Töne der Reihe b und b' mässig stark halten und die höchsten f''', as''', b''' möglichst kräftig hervorheben.

Die zweite wichtige Frage, welche HELMHOLTZ vermittelst dieses Apparates beantwortete, und die sich weniger auf die Physiologie der Sprache als vielmehr auf diejenige des Gehörorganes bezieht, betrifft die Abhängigkeit der Klangfarbe von den Phasen der einzelnen einfachen Töne. HELMHOLTZ zeigte, dass die Klangfarbe unabhängig ist von den Phasen; denn wenn man die Phasen einzelner Stimmgabeln verändert, indem man entweder den Strom in umgekehrter Richtung durch den betreffenden Electromagnet schickt, oder die Resonatoren ein wenig verstimmt, so ändert sich trotzdem die Vocalfarbe nicht. Auch zeigt ein ungemein einfaches Experiment, auf welches DU BOIS-REYMOND aufmerksam machte, dass die Phasen für den Klang gleichgültig seien. Lässt man nämlich zwei Stimmgabeln zu gleicher Zeit ertönen (indem man sie beispielsweise mit einem Bogen streicht), so bleibt der Klang, den sie beide gemeinschaftlich geben, derselbe, zu welcher Zeit man auch immer die eine hinter der anderen zum Tönen bringt. Da es nun so gut wie sicher ist, dass die Phasen in dem einen Falle nicht immer so sein werden, wie in dem anderen, so folgt auch hieraus die Richtigkeit des HELMHOLTZ'schen Gesetzes.

*2. Die Synthese der Vocalklänge durch die Töne von Saiten.*

Ein zweites, und zwar sehr einfaches Mittel, Vocale aus einzelnen Tönen zusammenzusetzen, gab ebenfalls Helmholtz an. Wenn man gegen eine Reihe von frei schwingenden Saiten verschiedener Tonhöhe, z. B. in ein geöffnetes Clavier, dessen Dämpfer gehoben sind, deutlich und kräftig Vocalklänge singt oder spricht, so tönt nach dem Aufhören der Stimme aus dem Clavier der betreffende Klang deutlich heraus[1]; denn die in demselben enthaltenen einfachen Töne versetzen je nach ihrer Stärke und Höhe die gleich gestimmten Saiten in entsprechende resonatorische Schwingungen und die Summe der so erzeugten Töne giebt wiederum, unabhängig von der Phase, den Vocalklang zurück.

---

## SIEBENTES CAPITEL.

# Die Consonanten.

### Ihre Definition und Eintheilung.

Während es für die Bildung der Vocale charakteristisch war, dass das nirgends gesperrte oder zu hochgradig verengte Ansatzrohr als Resonanzraum wirkte und dadurch den Klang der Stimme oder das Geräusch der Flüsterstimme modificirte, so zeigt sich jetzt, dass zur Bildung der Consonanten erforderlich ist irgend eine Articulationsstelle, das heisst ein Ort im Ansatzrohr vom Kehlkopf einschliesslich bis zu den Lippen, an welchem entweder eine Enge gebildet wird, die zu einem deutlich wahrnehmbaren, selbständigen, vom Tone der Stimme unabhängigen Geräusch Veranlassung giebt[2], oder irgend wo im Ansatzrohr, wiederum unter Bildung charakteristischer Geräusche, ein Verschluss hergestellt oder gelöst wird. Das Ansatzrohr wirkt jetzt Schall bildend, während es bei den Vocalen, die ja Klänge sind, nur Schall modificirend auftrat.

Wie es scheint, umfasst diese Definition nicht alle die Laute als Consonanten, die sprachlich als solche bezeichnet werden; denn streng

1 Des Ansprechens oder Ansingens von Saiten bediente sich auch Donders, um die in irgend einem Klange vorhandenen starken Obertöne leicht hörbar zu machen (Donders, Over stem en spraak).

2 Siehe hierüber Brücke, Grundzüge der Physiologie und Systematik der Sprachlaute. Wien 1876.

genommen dürfte man dann die Liquidae M, N nicht zu den Consonanten rechnen. Bringen wir nämlich M oder N continuirlich hervor, so ist von einem selbstständigen, vom Tone der Stimme unabhängigen Geräusche ebensowenig die Rede, wie wenn wir J oder U sagen. Alle diese Laute sind, soweit man überhaupt von reinen Klängen sprechen kann, reine Klänge. Die blosse Existenz eines Verschlusses oder einer Enge im Mundraume, wenn sie eben nicht zu auffälligen Geräuschen führen, giebt aber auch bei gleichzeitig tönender Stimme zur Bildung von Consonanten keine Veranlassung. Ein continuirlich ausgesprochenes M oder N ist eben kein Consonant, es ist ein Vocal, so gut wie ein J oder U.

Genetisch wie akustisch muss man jene Laute dann zu den Vocalen zählen; das Ansatzrohr wirkt nur Schall modificirend, nicht Schall bildend, und ob in dem einen Falle bei den Vocalen (im gewöhnlichen Sinne des Wortes) die Mundhöhle mit oder ohne Nasenhöhle, bei diesen aber die Nasenhöhle mit oder ohne (geschlossene) Mundhöhle als Ansatzrohr auftritt, das kann man doch unmöglich als wesentliches Unterscheidungsmerkmal der beiden grossen Lautgruppen (Vocale und Consonanten) aufstellen.

Warum aber fragt es sich, nennt Jedweder die Laute M oder N Consonanten? Sehr einfach desshalb, weil sie, um mich so auszudrücken, zu bescheiden sind, weil sie sich sehr leicht consonantisch gebrauchen lassen. An Intensität, wie zeitlicher Dauer ihres Klanges ordnen sie sich nämlich leicht anderen Sonanten unter und nehmen ausserdem nicht selten noch consonantische Eigenschaften, gewisse charakteristische Geräusche an. So gut wie wir aber das U oder J, wenn sie auch hin und wieder consonantisch gebraucht werden, nicht zu den Consonanten rechnen, sondern ein consonantisches J von einem vocalischen unterscheiden, so müssen wir dies auch bei den Nasalen M und N thun.

Indem man nun diese Gesichtspunkte berücksichtigt, kann man die Consonanten eintheilen 1) in die Semivocales (Liquidae), welche sowohl als Consonanten, wie Vocale gebraucht werden und in der (lauten) Sprache entweder reine Klänge (M, N, Ṅ (ng)) sind oder nicht (L und R); 2) in die Verschluss- oder Explosivlaute, welche entstehen, indem irgend wo im Ansatzrohr (die Stimmbänder mit eingeschlossen)[1] ein Verschluss gesprengt oder in bestimmter Weise hergestellt wird. Alle diese Laute sind von momentaner Dauer und treten natürlich nie vocalisch auf. Zudem sind sie durch ein die Verschluss-Bildung oder -Sprengung begleitendes Geräusch charakterisirt; 3) in die Reibungslaute. Sie werden gebildet, indem die Exspirationsluft durch eine oder mehrere Engen (die Stimm-

1 Dass man, wie vielfach die im Kehlkopfe erzeugten Verschluss und Reibungslaute, weil etwas weiter hinten erzeugt, aus dem Systeme der Consonanten ausschliesst, kommt mir beinahe so vor, wie das Benehmen eines Specialisten (Magenarztes), der jeden Kranken von sich abwiese, welcher etwa in der Speiseröhre einen Centimeter oberhalb der Cardia eine Erkrankung hätte, die aber noch nicht den Magen berührt. Die Ursache, wesshalb sie in der Schriftsprache vielfach nicht bezeichnet werden, liegt nach Purkiňe's scharfsinnigem Urtheil in der Verstecktheit ihrer Bildung.

bänder mit eingeschlossen) hindurchtritt und ein bestimmtes Geräusch erzeugt, welches so lange dauert, als der Exspirationsluftstrom in der nöthigen Kraft entweicht. Dieses Geräusch ist für sie charakteristisch.

### *1. Die Liquidae.*

#### A) Die Nasale, die Resonanten Brücke's, M, N, Ṅ (ng).

1) Die tönenden.

Diese Laute entstehen sämmtlich dadurch, dass der Mundcanal irgendwo verschlossen ist und der tönende Luftstrom bei offenem Gaumensegel durch die Nase entweicht. Hierbei wird die in der Nase eingeschlossene Luft in starke oder schwache Resonanz versetzt. Wenn man aber gewöhnlich annimmt, dass dieser letztere Umstand allen Nasalen ihren akustischen Charakter verleiht und sie demgemäss mit dem gemeinschaftlichen Namen der Resonanten belegt, so thut man meiner Meinung nach nicht recht daran; denn es ist für die Bildung des M die Resonanz in der Nasenhöhle nicht wesentlich, was daraus am einfachsten hervorgeht, dass man auch bei geschlossenem Gaumensegel (wobei also die Resonanz der Nasenhöhle = 0 ist), ein M, ja auch ein N oder ihnen ganz ähnliche Laute hervorbringen kann.[1] Man ist aber niemals im Stande bei geschlossenem Gaumensegel zu näseln oder ein Ṅ (ng) zu bilden, weil hiezu die Resonanz in der Nasenhöhle unbedingt nothwendig ist.

Man muss in dieser Beziehung meiner Meinung nach die drei Laute M, N, Ṅ auseinanderhalten. Bei der Bildung des M ist die Resonanz in der Nasenhöhle wegen des Tiefstandes des Kehlkopfes und der weiten Verbindung mit der grossen und weichwandigen Mund- und Rachenhöhle gleichgültig und geringfügig und hat auf den Klang dieses Lautes so gut wie gar keinen Einfluss. Von Bedeutung hingegen ist sie für den Klang des N, unentbehrlich dagegen und den Laut allein charakterisirend beim Ṅ (ng).

Berücksichtigt man ferner wesentlich die consonantischen Eigenschaften dieser Laute und ihre Verwendung in der Sprache, so findet man vielfach die Meinung vertreten, dass sie als Verschlusslaute aufzufassen seien. Aber auch das ist nicht richtig. Es wird zwar Niemand bestreiten, dass zur Bildung eines M oder N ein Verschluss gelöst oder gebildet werden muss, aber nicht, dass diese Lösung des

1 Czermak (Molesch. Unters. V. S. 1. 1858) beschreibt die Sprache eines Mädchens, dessen Gaumensegel mit der hinteren Rachenwand fest verwachsen war, und giebt an, dass dieses Mädchen die Laute m und n, aber nicht das ng (z. B. in Klingel) oder nasalirte Vocale bilden konnte. Dasselbe beschrieb auch kürzlich Löwenberg (siehe näselnde Stimme).

Verschlusses stattfindet, sondern wie sie stattfindet, charakterisirt jene Laute.

Es kann sich Jeder leicht davon überzeugen, dass, wenn man, wie bei der Bildung der Verschlusslaute (sei das Gaumensegel offen [1] oder geschlossen), wirklich einen Verschluss im Mundcanale sprengt, man niemals ein M oder N, sondern stets ein B, beziehungsweise D hört. Damit ein M oder N erklinge, ist es durchaus nothwendig, dass die Lösung des Verschlusses activ durch Muskelthätigkeit (durch Entfernung des Kiefers etc.), nicht passiv durch erhöhten Luftdruck erfolge.[2] Auch jenes von Czermak beschriebene Mädchen, dessen Gaumenklappe mit der Rachenwand verwachsen war, unterschied das B deutlich vom M dadurch, dass es bei der Bildung des letzteren den „Verschluss des Mundcanales möglichst geräuschlos bewerkstelligte oder löste", was für dasselbe natürlich, da die Luft nicht durch die Nase entweichen konnte und im Munde leicht eine zu hohe Spannung annahm, mit Schwierigkeiten verbunden war.

Besteht andererseits eine dauernde Verbindung der Mund- und Nasenhöhle, so ist es, wie Brücke[3] zuerst beobachtete, schwer, den gerade für die tönenden Verschlusslaute (B, D, G) nöthigen Luftdruck zu erzeugen. Es wird aber gewissermassen spontan ein M oder N gebildet und nur bei der nöthigen Kraft der Exspirationsmuskeln auch ein P oder T erzeugt, die eine viel höhere Spannung der Luft in der Mundhöhle benöthigen. Ist schliesslich die Kraft der Exspirationsmuskeln gering und sind auch die Lippen- und Wangenmuskeln, wie man dies bei der Bulbärparalyse[4] beobachten kann, keiner energischen Action mehr fähig, so bereiten die Verschlusslaute P, T unüberwindliche Schwierigkeiten. Es klingen ihnen stets die betreffenden, leicht zu bildenden Nasale voraus, die man aber nicht mehr hört, sobald man jenen Kranken die Nase zuhält, hiermit den hinter dem Verschlusse gelegenen Raum, der wegen des paretischen Gaumensegels nicht abgeschlossen werden kann, künstlich verschliesst und den Kranken in den Stand setzt, eine Sprengung des Verschlusses, nicht bloss eine Lösung desselben zu ermöglichen.

### *a. Das M.*

Die Lippen sind geschlossen, die Stimme tönt, der Mund- und Nasenraum resoniren in oben geschilderter Weise. Dieses vocalische M, das Brummen bei geschlossenen Lippen, ist ein bestimmter voca-

1 Hierbei hat man sich natürlich die Nase zuzuhalten.

2 Dies beweist folgendes, sehr leicht anzustellende Experiment. Wenn man bei zugehaltener Nase ma und ba hintereinander spricht und während der Bildung des M und B den Druck der Luft in der Mundhöhle mit einem einfachen Wassermanometer misst, so wird man sich überzeugen, dass die Lösung des Lippenverschlusses, wenn das B ertönt, mit einer nicht unbeträchtlichen Erhöhung des Luftdruckes, wenn dagegen das M gehört wird, mit einer geringfügigen Erhöhung oder, was häufiger, namentlich wenn das M kurz ausgesprochen wird, mit einer mässigen Luftverdünnung Hand in Hand geht.

3 Brücke, Sitzungsber. d. Wiener Acad. (mathem.-naturw. Classe) XXVIII. S. 63. Wien 1858.

4 Siehe L. Lichtheim, Ueber apoplektiforme Bulbärparalyse im Deutsch. Arch. f. klin. Med. XVIII.

lischer Klang, dem U ähnlich, nur noch ärmer an Obertönen, also ungemein dumpf. Dies rührt her von der Grösse des Mundhöhlenraumes und seinen schlaffen Wandungen, welche die Obertöne des Stimmklanges vernichten. Uebrigens kann man den Klang des M durch Verschieben der Lippen und Bewegung der Zunge ein wenig vocalisch verändern. Er bleibt aber immer dumpf.[1]

Das consonantische M tönt nur eine ganz kurze Zeit, nämlich diejenige, welche der Bildung des Lippenverschlusses vorausgeht oder folgt. Ausserdem wird es durch das bei der Verschlussbildung oder Lösung auftretende Geräusch charakterisirt.

Ein ausserordentlich klares Bild von dem Ineinandergreifen der eben beschriebenen Thätigkeiten giebt die graphische Darstellung dieses Lautes, wie sie Rosapelly[2] im Marey'schen Laboratorium auf folgende Weise gewann: An die Lippen wurde zunächst ein passendes Charnier angelegt, dessen beide Schenkel sich schlossen und öffneten, so wie die Lippen dieselben Bewegungen machten; ihre Bewegung comprimirte die Luft in einem Marey'schen Tambour, von dem aus vermittelst Luftübertragung in bekannter Weise der Fühlhebel eines registrirenden Tambours in Bewegung gesetzt wurde. 2) Zeichnete er in ähnlicher Weise die Bewegung des Gaumensegels auf vermittels eines in die Nase geschobenen Schlauches, in dem sich die Luft verdichtete, sobald und so lange bei geöffneter Gaumenklappe der tönende Luftstrom durch die Nase entwich. 3) Markirte er die Stimme durch einen elektrischen Apparat, der auf den Kehlkopf gesetzt wurde, und der erzitterte, während die Stimme tönte. Auf diese Weise erhielt er folgende Curven, wenn er die Worte appa, abba, amma sprach (siehe Fig. 67).

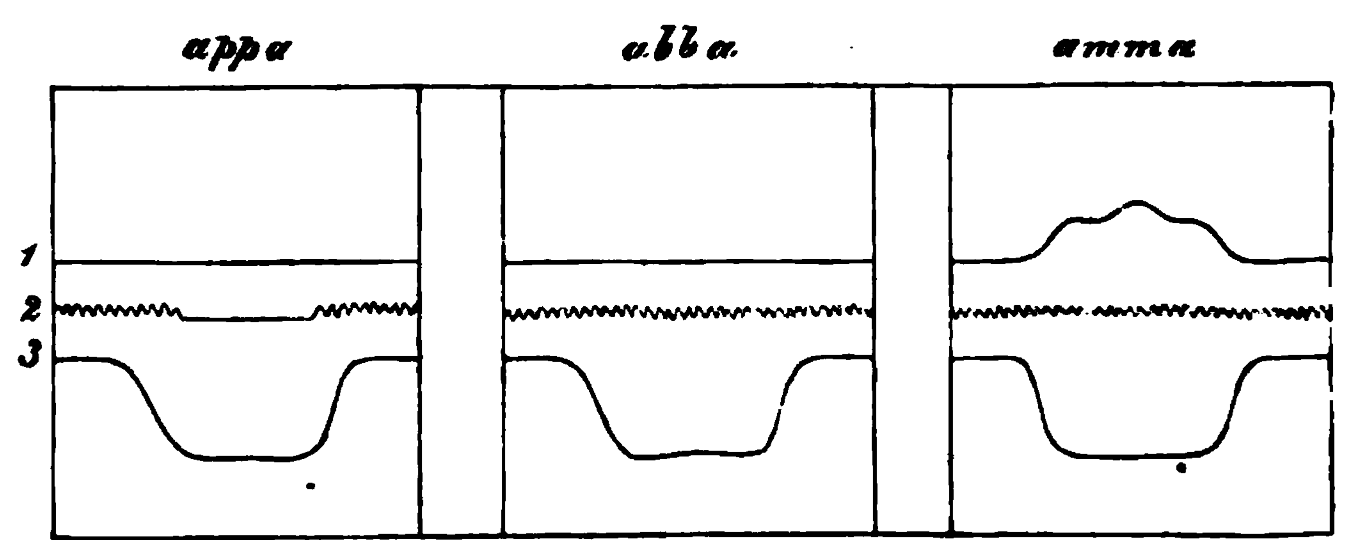



Fig 67. Curve 1 zeigt den Druck in der Nase an, der = 0 ist bei p und b, dagegen bedeutend bei m: Curve 2 lässt erkennen, in welchen Momenten die Stimme tönt oder nicht, im ersten Falle sieht man die gezackte, im zweiten die horizontale, gerade Linie: Curve 3 giebt die Bewegung der Lippen an.

### b. *Das N (alveolare).*

Wenn man bei mässig geöffneten Lippen die Zunge ringsherum dicht oberhalb der Oberzähne an den Alveolarfortsatz anlegt, so dass

1 Dieses vocalische M wird allein für sich vielfach als Interjection benutzt und auch im Verein mit anderen Lauten angewendet (siehe folgende Seite).

2 Travaux du laboratoire de M. Marey II. p. 109. Paris 1876.

nirgends durch den Mund Luft entweichen kann, und dann die Stimme tönen lässt, so hört man einen bestimmten vocalischen Klang, der mit N bezeichnet wird. Er ist nicht so dumpf, wie der Stimmklang bei geschlossenem Munde und besitzt höhere Obertöne, da der Resonanzraum jetzt bedeutend verkleinert worden (auch steht der Kehlkopf etwas höher als beim M) und mehr von starren Wänden umgeben ist als vorher.

Nichts destoweniger wird dieser N Klang, der sich übrigens kaum verändert, wenn man die Zunge an die Zähne oder hinter den Alveolarfortsatz anlegt, und sich im Vergleich zum M durch stärkere Resonanz der Nasenhöhlen auszeichnet, doch nicht selten mit dem M Klang in der Umgangssprache verwechselt. Spricht man beispielsweise die Worte haben, Raben etc., so öffnet man, damit die zweite Silbe erklinge, die Lippen gewöhnlich nicht, man bildet also hinter dem B ein M und spricht streng genommen habm, Rabm; aber das fällt nicht auf, weil das vocalische M von dem vocalischen N wenig verschieden ist.

Für das consonantische N ist hingegen die Stelle, wo der Verschluss gebildet wird, von Wichtigkeit; Brücke unterscheidet hiernach neben dem gewöhnlichen N alveolare 1) noch ein N cerebrale oder cacuminale, bei dessen Bildung die Unterseite der Zunge nach vorn convex wird und die Zugenspitze sich an das Gaumendach stemmt (das N cerebrale des Sanskrit), 2) ein N dorsale, bei dem der Zungenrücken mit einem etwas weiter nach vorn gelegenen Theil des Gaumens und 3) ein N dentale, bei dem nur die Zähne und die Zunge den Verschluss bilden.

### c. *Das Ṅ (ng der Deutschen).*

Das Ṅ wird gebildet, indem die Zunge mit ihrem Rücken einen Verschluss entweder an den hinteren Partieen des harten oder an denjenigen des weichen Gaumens herstellt, während die Stimme ertönt. Im ersten Falle hören wir das Ṅ in Ringe, Engel, im zweiten das in Rang, Trunk, oder, wenn auch gewöhnlich nur momentan, in den französischen Worten encore, encre, während Worte wie dans, train, pons etc. nicht mit diesem Ṅ endigen, sondern nur mit dem nasalirten Vocal gebildet werden.

Die Verwendung dieses Ṅ Lautes in der Sprache ist anders als die vom M oder N. Zunächst tritt es vocalisch sehr selten auf, z. B. in dem Worte einengen, welches man in der Umgangssprache etwa wie eineṅ ausspricht, indem man für die letzte Sylbe gen das kurz vorher gesenkte Gaumensegel nicht erst hebt, wie zu ihrer Bildung nöthig wäre, sondern einfach die Stimme durch die Nase weiter tönen lässt.

Als Consonant tritt es in unserer und in keiner anderen mir bekannten Sprache im Anfange eines Wortes vor einem Vocale auf, sondern hängt sich immer an die Vocale an und beeinflusst deren Klang in hohem

Masse. Es macht sie nämlich entweder in ihrer ganzen Dauer oder mindestens in der letzten Zeit ihres Erklingens zu Nasalen. Wie leicht verständlich, unterscheidet es sich hierdurch auffällig von dem M und N; denn sage ich z. B. ome oder one, so wird im selben Moment, in welchem der Lippen- oder Zungenverschluss erfolgt, der Vocal abgeschnitten, mag dabei das Gaumensegel etwas schneller oder langsamer den Weg durch die Nase öffnen. Bei Ṅ aber bildet das Gaumensegel allein den Verschluss; sage ich daher Onkel und setze ich auch wirklich das O ganz rein und nicht nasal ein, so muss sich noch, während das O tönt, das Gaumensegel senken. Da dies stets eine gewisse Zeit dauert, auch wenn die Zunge sich dem Gaumen entgegen hebt, so wird während dieser Zeit das O nasalirt. Weil nun in unserer deutschen und auch in anderen bekannten Sprachen vor diesem Ṅ gewöhnlich kurze Vocale stehen, so sind sie fast die ganze Dauer ihres Bestehens nasalirt. Das kann man nicht blos hören, sondern direkt sehen. Man hat nur nöthig, sich in ein Nasenloch einen Gummischlauch einzuführen, der in ein U förmiges mit Wasser gefülltes Glasrohr endet. Spricht man alsdann bei geschlossenem anderen Nasenloch Ome, One, Onkel, so sieht man, dass das Wasser bei den beiden ersten Worten, während des O Lautes sich nicht rührt, und beim Einsetzen des M oder N in die Höhe schnellt, während im letzten Worte schon während des O Klanges das Wasser ansteigt.

### 2) Die Nasale ohne Stimme.

So gut, wie man die Vocale, deren Wesen in der Resonanz des Mundraumes begründet ist, mit Flüsterstimme, so gut sollte man auch die Resonanten mit Flüsterstimme continuirlich erzeugen können. Das gelingt aber nur höchst unvollkommen. Die Gestalt der vereinigten Mund- und Nasenhöhlen ist nicht derart beschaffen, dass sie durch die Flüsterstimme oder durch den einfachen Exspirationsluftstrom angeblasen ihre charakteristischen Töne hören liessen. Die dann auftretenden Geräusche sind, obwohl verschieden, doch schwer von einander zu unterscheiden: man hört nur ein mehr oder weniger lautes „Schnaufen“.

Consonantisch aber sind die Resonanten mit Flüsterstimme leicht zu bilden und unter sich, wie von anderen ähnlichen Lauten zu unterscheiden; denn Niemand wird die geflüsterten Worte, mama, baba, nana, dada etc. mit einander verwechseln. Die Lösung oder Sprengung der verschiedenen Verschlüsse und die dadurch erzeugten Geräusche charakterisiren alsdann jene Laute so gut, wie in der lauten Sprache.

## B) Die L Laute.

Dieselben sind alle dadurch gekennzeichnet, dass der (gewöhnlich tönende) Luftstrom durch zwei seitliche, symmetrisch zur Mittellinie gelegene Engen des Mundcanals nach aussen entweicht und dadurch ein bestimmtes Geräusch, sowie durch die jeweilige Gestalt der Mundhöhle einen bestimmten vocalischen Klang annimmt. Damit ersteres entstehe, ist es nothwendig, dass die Engen von bestimmter Gestalt

und namentlich nicht zu gross seien, sonst bleibt nur das vocalische Element übrig, wie man in der That alle Vocale deutlich aussprechen kann, wenn man die mittleren und vorderen Theile der Zunge an den harten Gaumen anlegt.[1]

### 1) Die tönenden L Laute.

#### *a. Das L der Deutschen (l alveolare).*

Dasselbe wird gebildet, indem der Rand der Zunge dicht oberhalb der Vorder- und Backenzähne sich an den Alveolarfortsatz des Oberkiefers anlegt, dabei aber zwei seitliche kleine Lücken in der Gegend der ersten Backzähne[2] übrig lässt. Durch diese Lücken entweicht der tönende Luftstrom und geht zwischen der inneren Seite der Wangenschleimhaut und der äusseren der seitlichen Zähne nach aussen. Das Gaumensegel ist geschlossen, die Lippen so weit geöffnet, dass man die Zähne sieht. Verengert man die Mundöffnung oder schiebt man die Lippen weiter vor, so ändert sich die Klangfarbe des L sehr bedeutend und nimmt verschiedene vocalische Färbung an. In unserer Sprache ist dasjenige L gebräuchlich, welches etwa dem Vocal Ä am nächsten steht, seltener auch das, welches — bei etwas nach vorn geschobenen Lippen — an das U erinnert.

Sehr viel weniger ändert sich der akustische (vocalische) Charakter des L, wenn die vorderen Zungenpartieen sich entweder etwas mehr nach hinten und oben oder mehr nach vorn und unten, also mehr an die Zähne oder selbst zwischen die Vorderzähne legen. Rückt jedoch die Articulationsstelle etwa hinter die Mitte des harten Gaumens, so ändert sich unweigerlich, sowohl der vocalische, wie consonantische Charakter des L; beide, sein Klang, wie sein charakteristisches Geräusch werden tiefer. Letzteres tritt um so mehr zu Tage, je kürzer, klangärmer (consonantischer) das L gebildet wird.[3]

Es unterscheidet hiernach Brücke ein L cerebrale, bei welchem die nach rückwärts gebogene Zungenspitze, also die untere Fläche der Zunge, ein L dorsale, bei welchem der Zungenrücken an dem harten Gaumen und ein L dentale, bei dessen Bildung die Zunge zwischen den Zähnen liegt. Nach demselben Autor ist das L cerebrale wahrscheinlich der Laut der Veden, den Bopp l r a nennt und der in norwegischen Worten z. B. olö vorkommt. Das L dentale wird von Leuten gebildet, die lispeln und das L dorsale ist in dem L mouillé der Franzosen enthalten.

Um über die Articulationsstellen dieser und anderer Laute ins

---

1 Siehe Sievers, Grundzüge der Lautphysiologie S. 55.

2 Der Ort, wo diese Lücken gebildet werden, hängt wesentlich davon ab, wie das Gebiss des Betreffenden beschaffen ist. Eine Zahnlücke verschiebt die Stelle regelmässig.

3 Vocalisch, Sylben bildend wenden wir in unserer Sprache bekanntlich das L in Worten wie Handel, Wandel etc. an, indem wir die mittlere Zunge hinter dem D nicht mehr vom Gaumen entfernen. Auch das slavische ł wird vielfach vocalisch gebraucht (Purkině).

Klare zu kommen, habe ich eine Methode angegeben, die, wie ich glaube, durch ihre Einfachheit und Genauigkeit sich empfiehlt.[1] Da man nämlich bei Schleimhäuten unseres Körpers, die einander hin und wieder berühren, eine genaue Vorstellung, wo und wie die Berührung stattfindet, nicht hat, so habe ich, um die Articulationsstellen genau zu erkennen und zu fixiren, mir die Zunge gefärbt und dann natürlich diejenigen Stellen am Gaumen gefärbt gefunden, an welche behufs Bildung irgend eines Lautes die Zunge angelegt wurde. Ich verfahre dabei folgendermassen: Die trocken abgewischte Zunge bestreiche ich mir dick mit Carmin- oder chinesischer Tusche und articulire dann möglichst deutlich und zwanglos die Laute. Hierauf wird der Mund geöffnet gehalten und bei passendem Licht mit einem grossen Kehlkopfspiegel, der schräg oben nach dem Gaumen sieht und einem gewöhnlichen Toilettenspiegel betrachtet. Die Bilder, welche man zu Gesicht bekommt, sind oft überraschend, bei verschiedenen Personen etwas wechselnd, bei ein und demselben Individuum aber fast constant.



Fig. 68. Die Articulation des L. Die rothen Stellen bezeichnen die Gegenden, an welche sich die Zunge anlegt.

Articulirt man unter sothanen Umständen ein alveolares (gewöhnliches deutsches) L, so sieht man den Gaumen in der Weise gefärbt, wie ihn die Figur 68 zeigt, vorausgesetzt, dass keine Zahnlücken vorhanden. Die Luft entweicht zu beiden Seiten in der Gegend der ersten Backzähne, in nebenstehender Figur links mehr als rechts.

[1] An dieser Stelle muss ich jedoch erwähnen, dass bereits vor mir, ohne dass ich davon etwas wusste, ein englischer Zahnarzt J. OAKLEY COLES (Transactions of the odontological society of Great Britain IV. New Series. London 1872) ein ähnliches Verfahren einschlug, um bei künstlichem Verschluss von Gaumenspalten durch Obturatoren zu sehen, welche Sprachlaute vorzugsweise des Obturators zu ihrer Bildung bedürfen. Er bestrich sich das ganze Innere seines Mundes mit einer Mischung aus Mehl und Gummi arabicum und machte dann ähnliche Beobachtungen, wie ich oben mitgetheilt; freilich kam er zu ganz anderen Resultaten als ich, auf deren Ursache ich nicht näher eingehen kann. So liegt z. B. beim B nach ihm die Zunge fast am ganzen harten Gaumen, ausserdem ertheilt er dem X, Z etc. eigene Articulationsstellen etc.

*b. Das tiefe ł der Slaven, ł der Polen.*

Dieser Laut ist deshalb schwer zu definiren, weil er verschieden gebildet wird. Nach meinen Erfahrungen, die sich auf einige Russen und die uns benachbarten Polen beziehen, ist er überhaupt den L Lauten gar nicht beizuzählen [1], weil der Luftstrom nicht durch zwei symmetrische Engen im Munde entweicht. Was ihn aber sicher charakterisirt, ist sein tiefer Klang, der den vorgestülpten Lippen und dem verhältnissmässig tiefen Stand des Kehlkopfes seine Entstehung verdankt. Die Zunge pflegt gewöhnlich gar nicht bis an den harten Gaumen herangehoben zu werden, sondern wird ihm mehr passiv als activ genähert. Das ł ist also ein kurzer, dumpfer (U artiger) Klang, dem durch die Stellung der Zunge und der Lippen ein an unser L einigermassen erinnerndes Geräusch beigemischt wird.

2) Die tonlosen L Laute.

Wenn man das Mundorgan so einstellt, wie ich es eben für die tönenden L Laute beschrieben, aber dabei zu gleicher Zeit nicht die laute, sondern die Flüsterstimme erklingen lässt oder einfach die Luft durch die weit göffnete Stimmritze treibt, so entsteht eine doppelt so grosse Zahl tonloser Laute, wie vordem tönender. Die ersteren wenden wir in der Flüstersprache an, zuweilen auch in der lauten Sprache, wenn die betreffenden Laute in tonlosen Endsilben stehen; die letzteren kommen in unserer Sprache nur ausnahmsweise vor. So hört man nicht selten ein stimmloses und zwar häufig asymmetrisch d. h. nur durch einseitige Engenbildung erzeugtes L hinter den Verschlusslauten T und K, hinter denen die Flüsterstimme ertönen zu lassen Vielen unbequem ist, oder von Leuten, die in Folge einer üblen Angewohnheit den so entstandenen Zischlaut für andere, z. B. für das Sch verwenden.

**C) Die R- oder Zitterlaute.**

1) Die tönenden.

Alle R Laute haben das Gemeinschaftliche, dass ihr Klang, der durch verschiedene Gestaltung der Mundhöhle alle möglichen vocalischen Färbungen annehmen kann, nicht ein continuirlicher, gleichmässiger, sondern ein an Intensität wechselnder, intermittirender ist. Immer findet sich im Ansatzrohr oder im Kehlkopf selbst ein leicht beweglicher Körper, der durch den Luftstrom wie eine Zunge in Schwingungen versetzt wird und je nachdem er den Stimmton frei heraustreten lässt oder abschneidet, jenen Lauten ihr eigenthümliches, rollendes, schnarrendes Klanggepräge aufdrückt.

Diese periodischen Unterbrechungen sind verschieden, je nach

---

1 Manche Polen bilden allerdings ihr ł nach Art des cerebralen, wie ich es oben beschrieben; in der Umgangssprache habe ich es jedoch nie so gehört. Nach Purkiňe (Kwartalnik naukowny III. p. 120. Krakow 1836) liegt die Articulationsstelle für das ł noch weiter hinten.

dem Ort und den Organen, die in Schwingungen versetzt werden. Wir theilen die R Laute nach den Articulationsstellen daher naturgemäss folgendermassen ein.

*a. Das Lippen-R.*

Es wird gebildet, indem man die Lippen nach vorwärts bewegt, mässig gegen einander presst und durch den Exspirationsstrom in Schwingungen versetzt. Diese Schwingungen erfolgen nach Donders[1] etwa 30 mal in der Secunde und geben zugleich, ohne dass die Stimme mittönt, einen brummenden Ton, der aber nicht durch diese primären Erzitterungen erzeugt wird.

Dieses R, welches man natürlich mit oder ohne Stimme hervorbringen kann, wird in unserer Schriftsprache nicht bezeichnet. Man hört es jedoch mit Stimme als Interjection, um Abscheu oder Verachtung auszudrücken. Auch der, welcher unter heftiger Kälte leidet, oder der, welcher eine grosse Menge scharf schmeckenden Getränkes, z. B. Cognac, auf einmal hinunter geschluckt, bringt leicht diesen Laut hervor, während die meisten Kutscher, die den Pferden durch Brr Halt gebieten, ein B mit einem Zungen-R bilden.

Es verdient noch erwähnt zu werden, dass diesem Lippen-R, weil es mit einer Sprengung des Lippenthores beginnt, auch stets ein P oder B vorausgeht.

*b. Das Zungen-R, R alveolare.*

Hier erzittert der vordere Theil der Zunge, der hierbei an den Alveolarfortsatz des Oberkiefers und an die Vorderzähne anschlägt, während ihre seitlichen Ränder sich luftdicht an die hinteren Backenzähne anlegen und der Luft den Weg nur gestatten zwischen der Spitze der Zunge und dem Alveolarfortsatz.

Nach Beschreibungen Anderer schlägt die Zunge etwas weiter hinten mehr an den harten Gaumen an, wieder nach Anderen (Hoffory[2]) bloss an das Zahnfleisch. Ohne diesen Angaben entgegenzutreten — denn es giebt da gewiss mannigfache individuelle Schwankungen —, will ich nur bemerken, dass mein Gaumen, wenn ich ein deutliches, alveolares R spreche, sich unter Anwendung oben beschriebener Methoden so färbt, wie es Fig. 69 zeigt.[3] Die Zungenspitze schlägt an die Zähne und den Processus alveolaris.

---

1 Donders (Over de tongwerktuigen van het stem en spraakorgaan) bestimmte die Schläge vermittelst der Lissajous'schen Methode und des Phonautographen. Nach meinen Erfahrungen hat man nur nöthig, irgend einen Zitterlaut in ein conisches Gefäss zu sprechen, welches mit einem Marey'schen Tambour nebst Fühlhebel in Verbindung steht. Die Zahl der Schläge kann man ohne Weiteres sehen und aufzeichnen.

2 Hoffory, Ztschr. f. vergl. Sprachforschung. N. F. III. 6. S. 525.

3 Diese, sowie die meisten Originalzeichnungen dieser Arbeit verdanke ich meinem Freunde und Collegen H. Strasser.

Die Zahl der für das R nöthigen Zungenschläge und ihren zeitlichen Abstand von einander bestimmte Donders vermittelst des Phonautographen und erhielt etwa folgende charakteristische Curve (s. Fig. 70).

In derselben bezeichnen die kleinen Wellen die Momente, in denen die Zunge am Gaumen anliegt, die Stimme also geschwächt wird, die grossen, in denen sie frei nach aussen entweicht.[1] Im Uebrigen ist die Zahl der Zungenschläge verschieden, je nachdem das R zwischen 2 Vocalen, am Anfange oder am Ende eines Wortes vorkommt. Zwischen 2 Vocalen genügen 2—3 Zungenschläge (eine Zahl, die bereits Kempelen angegeben), am Ende eines Wortes nicht selten ein einziger Zungenschlag, um es zu charakterisiren, sowie andererseits, wenn es als Doppelconsonant (harren, Starrheit etc.) auftritt, mindestens 3 Schwingungen zu seiner Bildung nöthig sind. — Alle diese That-

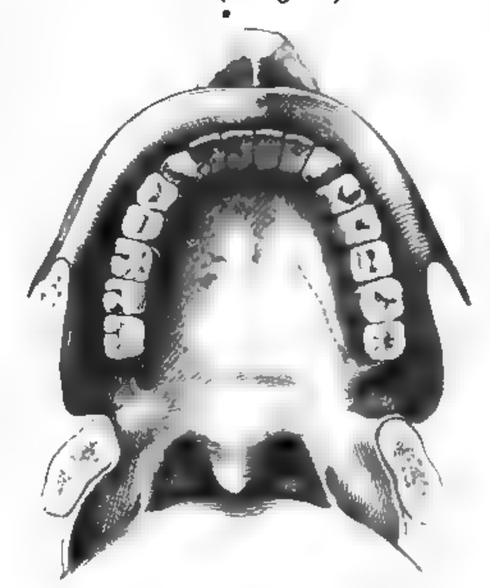


Fig. 69. Der vordere rothe Saum ist die Articulationsstelle des R, die punktirte Linie die Gränze, bis zu welcher bei der Articulation des T sich die Zunge anzulegen pflegt.




Fig. 70. I. Die Curve des deutlich articulirten Zungen-R. In den Momenten, in welchen die Zunge dem Gaumen anliegt, verschwindet die Stimme fast ganz. II. Die Curve des Zäpfchen-R. Die Intermissionen der Stimme sind nicht so bedeutend (nach Donders). (Siehe folgende Seite.)

sachen kann man auch vermittelst des oben beschriebenen einfachen Marey'schen Zeichenapparates feststellen.

Eigenthümlich und beachtenswerth scheint mir hierbei noch die Thatsache, dass man das Zungen-R nicht aus dem Verschlusse herauszubilden gezwungen ist, dass es daher auch nicht mit einem T oder D beginnt, wie das Lippen-R mit einem P oder B, und andererseits, dass, wenn man das R nur mit einem einzigen Zungenschlag bildet, es doch ein ganz anderer Laut ist, als wenn die Zunge an derselben Articulationsstelle liegt und sich mit stärkerem Luftdrucke entfernt, wodurch ein T oder D erzeugt wird.

---

1 Auch im König'schen Spiegel, den man langsam zu drehen hat, ist die R-Curve sehr zierlich und charakteristisch.

Die Schnelligkeit und Leichtigkeit, mit welcher im ersten Falle die Zunge den Alveolarfortsatz verlässt, den sie eben nur berührt hat, und die Art und Weise, wie sie im zweiten davon abgedrängt wird, charakterisirt jene beiden Laute. Es ist diese Thatsache insofern nicht ohne Interesse, als sie zeigt, dass ein Laut durch den Ort seiner Bildung, die Articulationsstelle, allein lange nicht ausreichend gekennzeichnet ist, sondern dass vor allen Dingen auch die Art seiner Entstehung berücksichtigt werden muss, wenn man von seinem Wesen eine richtige Vorstellung bekommen will. Dieses Eintheilungsprincip des innigen oder flüchtigen Berührens der articulirenden Organe finden wir übrigens schon bei den alten Indern[1] ausgesprochen. (Siehe auch S. 198 und 199.)

*c. Das Zäpfchen- oder Gaumen-R, R uvulare.*

du Bois-Reymond, der Vater[2], hat die Bildung dieses R zum ersten Male richtig beschrieben. Es wird nämlich erzeugt, indem die hinteren Partieen der Zunge sich heben und in ihrer Mitte eine kleine Rinne lassen. In diese Rinne legt sich das Zäpfchen und schwirrt, wie man deutlich sehen kann, auf und nieder, sobald der Laut erklingt. Bei vielen Leuten geräth dabei das ganze Gaumensegel mit in Erschütterung.

Bringt man dieses R mit tönender Stimme hervor, so ist es das provençalische R und überhaupt das französische, welches zu Kempelen's Zeit vorzugsweise in Paris gesprochen wurde. Auch die Berliner halten dieses R für feiner, als das Zungen-R, und bedienen sich desselben sehr häufig. (Siehe seine Curve auf voriger Seite.)

Das R uvulare wird nicht selten von einem Geräusche begleitet, welches dem hinteren ch ähnlich ist. Ich war daher ganz erstaunt, vor längerer Zeit von einem Franzosen zu hören, dass wir Deutschen ein und dasselbe Schriftzeichen für so viele Laute gebrauchen, z. B. das g für das r; denn die Deutschen sagen nicht guten Tag, sondern guten Tar. Für ihn war also der ch Laut des Tag, der ja vielfach mit Erzitterungen des weichen Gaumens vergesellschaftet ist, identisch mit einem R.

*d. Das Kehlkopf-R.*

R gutturale oder besser laryngale.[3]

„Wenn man einen tiefen und immer tieferen Laut zu singen sucht und dabei vermöge der wachsenden Abspannung seiner Stimmbänder zuletzt die untere Grenze seines Stimmumfanges überschreitet, so wird man bemerken, dass die Stimmbänder nicht mehr in der gewöhnlichen Weise tönen, sondern in einzelnen vernehmbaren Stössen zittern und dadurch ein Geräusch hervorbringen, welches, wenn man es mit der Vocalfolge oa, oa, oa verbindet, dem Quaken der Frösche

1 M. Müller, Rig Veda Pratisakhya p. XI.
2 Siehe Kadmus etc. S. 221.
3 Siehe Donders, Over de tong-werktuigen etc.

nicht unähnlich ist." So schildert Brücke die Bildung dieses Kehlkopf-R.

Es findet sich nach ihm in den niedersächsischen Wörtern ört (Art), würt (Wort), Dürt (Dorothea) und geht, wenn die Stimme etwas höher gebracht wird, in einen knarrenden Laut, das Ain der Araber, über. Derselbe Laut tritt auch als das soft-R der Engländer in den Worten bird, lord etc. auf und wird im Deutschen vielfach von Personen gebraucht, die affectiren oder ihrer Stimme durch Verhärtung des Timbre eine grössere Tragweite zu geben suchen (Brücke), auch von solchen, die einen dicken Hals haben (Donders) und mit sogenannter Gaumenstimme sprechen.

Ueber die Bildung des Kehlkopf-R herrschten verschiedene Ansichten; die laryngoskopische Beobachtung hat jedoch gelehrt[1], dass es durch langsames Erzittern der mehr oder weniger gespannten Stimmbänder entsteht. Dabei können dieselben zu gleicher Zeit in normaler Weise schwingen und an und für sich den gewöhnlichen Stimmton erzeugen, aber in grösseren Pausen immer einmal weiter auseinander schwingen und stark zusammenschlagen, wodurch der Stimme das discontinuirliche, knarrende Geräusch ertheilt wird.[2] (Siehe oben Diplophonie S. 131.)

### 2) Die tonlosen Zitterlaute.

Alle Zitterlaute sind mit Ausnahme des laryngalen R auch ohne Stimme zu bilden und werden in unserer Sprache vielfach in tonlosen Endsylben, namentlich nach Verschlusslauten, angewendet. Will man tonlose Zitterlaute mit einer gewissen Kraft erzeugen, so muss die Stimmritze weit geöffnet sein, die zur Flüsterstimme verengte lässt zu wenig Luft hindurch. Das-R alveolare auf diese Weise erzeugt, gleicht nach Kempelen's treffender Schilderung dem Klappern eines Schmetterlings, das er mit den Flügeln macht, wenn man ihn zwischen den Fingern festhält.

## D) Die Verschlusslaute.

Wenn der frei entweichende tönende oder nicht tönende Exspirationsluftstrom dadurch abgeschnitten wird, dass sich irgendwo im Ansatzrohr von den Lippen bis zum Kehlkopf (diesen mit eingeschlossen) ein Verschluss bildet oder, was gewöhnlich, der schon gebildete Verschluss durch den exspiratorischen Luftstrom durchbrochen wird, so hören wir gewisse Geräusche, die verschieden klingen 1) je nach dem Ort, an welchem der Verschluss gelöst, 2) je nach der Stärke, mit welcher die Lösung erfolgt, und 3) je nachdem die Stimme

1 Brücke, Grundzüge etc. S. 13.

2 Es ist mir gelungen, durch Anblasen einer membranösen Zungenpfeife ein R zu erzeugen. Die von der Membran gezeichneten Curven gleichen vollständig den Donders'schen und treten immer dann auf, wenn die Membran nicht freischwingt, der Schreibstift z. B. etwas zu fest anliegt u. s. w.

das Geräusch der Verschlusssprengung begleitet oder nicht. Je nachdem man das eine oder andere Moment in den Vordergrund gestellt, hat man diese Laute eingetheilt in 1) Labiales, Linguo-palatales, Gutturales, besser Laryngales[1], 2) in Fortes und Lenes, 3) in Tenues (Mutae) und Mediae.

Alle diese Laute fasst man auch unter dem gemeinschaftlichen Namen der Knalllaute (DU BOIS-REYMOND) oder Explosivlaute zusammen und charakterisirt damit meiner Meinung nach ihr Wesen sehr gut, da in der That fast alle Verschlusslaute nicht durch Bildung, sondern durch Sprengung bestehender Verschlüsse erzeugt werden. Sobald diese Laute als Anlaute auftreten, wie in den Sylben p a, t a, k a bezweifelt dies Niemand, aber auch wenn sie eine Sylbe oder ein Wort auslauten, also in Lautverbindungen wie a p, a k etc. vorkommen, werden sie durch Sprengung der bestimmten Verschlüsse kenntlich gemacht, wie jeder leicht an sich selbst versuchen kann, wenn er diese Sylben deutlich auszusprechen sich bemüht. (Auch der oben beschriebene Versuch mit dem MAREY'schen Fühlhebel zeigt deutlich, dass diese Laute am Ende von Sylben durch Verschlusssprengung gebildet und da hierbei die Exspirationsluft, nachdem der Verschluss gelöst durch die mässig weite Stimmritze entweicht, „aspirirt" werden. Der Hebel schnellt nach den betreffenden Lauten immer noch einmal kräftig in die Höhe, d. h. man spricht aph, akh.)

Die Bildung des Verschlusses auf der anderen Seite erzeugt streng genommen jene Laute nicht; es erzeugt im günstigsten Falle ihnen ähnliche, die wir mit den Explosivlauten verwechseln, oder schneidet nur, wie in der grössten Mehrzahl der Fälle, die Vocale in einer bestimmten Weise ab, so dass man, wie SIEVERS richtig hervorhebt, den Verschlusslaut, der darauf folgen würde, erschliesst, erräth, aber in Wirklichkeit nicht hört. Damit wir den charakteristischen Laut bei der Bildung des Verschlusses wahrnehmen, ist es nöthig, dass dieselbe mit einer gewissen Kraft vor sich geht und die dann abgeschlossene Höhle, in welcher sich die Luft unter erhöhtem Drucke befinden muss, noch in resonatorische Schwingungen versetzen kann. Ist dies nicht der Fall, so erzeugt die einfache Verschlussbildung niemals ein hörbares Geräusch, also auch keinen Laut. Man spreche ein langes A und schliesse den Mund, ohne die Lippen kraftvoll aneinander zu schlagen, und man spreche ein kurzes A und thue das Entgegengesetzte, um sich von der Richtigkeit des Gesagten zu überzeugen. Im ersten Falle hört man ein einfaches A, im zweiten ein Ap.

### 1) Die Lippenverschlusslaute, Labiales.

#### *a. Das P.*

Das P ist ein einfacher Laut, der wie alle Lippenlaute schon im kindlichen Alphabet vorkommt, und durch energische Sprengung (beziehungsweise Bildung) des Lippenverschlusses erzeugt wird, wäh-

---

1 Siehe DONDERS, Over tong-werktuigen etc. und MICHAELIS, Zur Lehre von den Klängen der Consonanten. Berlin 1839.

rend hierbei die Stimmritze[1] geöffnet und das Gaumensegel selbstverständlich fest geschlossen ist.

Da der Laut nur eine momentane Dauer hat, so ereignet es sich leicht, dass, wenn auf ihn in der Sprache ein Vocal folgt, die Stimmritze einen Moment nach dem Sprengen des Verschlusses noch nicht zum Tönen verengt ist, sondern noch Luft durch die sich verengernde Stimmritze entweicht, sprachlich ausgedrückt, dass wir hinter dem P oder vor dem betreffenden Vocal ein H hören. Das P ist aspirirt.

Ein Beweis, dass wir die Sprengung des Verschlusses bei offener Stimmritze vornehmen, liegt in folgendem einfachen Experiment. Man stecke sich ein dünnes Glasröhrchen zwischen die geschlossenen Lippen und spreche P. Noch bevor der Verschluss gesprengt wird, entweicht zischend die Luft. Nebenbei sei bemerkt, dass man auch vorher den Kehlkopf verschliessen (wobei keine Luft entweicht) und dann gleichzeitig beide Verschlüsse, den des Kehlkopfes und den der Lippen sprengen kann. Dann hört man keine Aspiration; der Laut ist knapper und unmittelbar nach ihm setzt der Vocal ein. So werden die anlautenden Verschlusslaute von den Polen, Ungarn etc. gesprochen, während wir sie fast regelmässig aspiriren, indem wir nicht T a l, k a l etc., sondern T h a l, k h a l etc. sagen.[2]

### *b. Das B.*

(Bemerkungen über Tenues und Mediae.)

Dem P steht gegenüber das B. Für die Engländer[3], Franzosen[4] und uns Norddeutsche liegt der charakteristische Unterschied jener beiden Laute, die wir namentlich im Anlaut[5] nie mit einander verwechseln, darin, dass bei dem B die Stimme tönt, während sie beim P das nicht thut.

Damit hängt Folgendes zusammen. Weil auch das B ein momentaner Laut ist, so geht ihm sehr häufig — wenn es als Anlaut auftritt — die Stimme schon voraus; da nun aber die Luft hierbei nirgends ent-

---

1 Man kann auch bei absolut geschlossener Stimmritze nur durch die Musculatur des Mundes und der Nachbarorgane eine Sprengung des Lippen- oder eines beliebigen Zungenverschlusses ermöglichen und so ebenfalls tonlose Explosivlaute erzeugen. Nach Sievers treten diese Laute auf im Armenischen in der Aussprache von Tiflis und im Georgischen. Ausserdem werden sie von den Leuten gebildet, deren Kehlkopf dauernd geschlossen ist, wie z. B. von jenem Mädchen, welches Czermak beschrieb (Molesch. Unters. V. S. 275), oder jenem Soldaten, dessen Sprache Bourguet geschildert (Arch. gén. de méd. 1856. p. 544 und Wiener med. Wochenschr. 1856. Nr. 23).

2 Näheres hierüber siehe in der Ztschr. f. vergl. Sprachforschung XXI. S. 30. Berlin 1873, in Kräuter's Aufsatz: Ueber die neuhochdeutschen Aspiraten und Tenues.

3 Siehe Wheatstone, The London and Westminster Review p. 37. Octbr. 1837.

4 Travaux du laboratoire du Marey 1876. p. 125 und diese Arbeit S. 200, die Curven von appa und abba.

5 Im Auslaut freilich nehmen auch wir es damit nicht sehr genau. Wir sprechen a b m a c h e n, R a d, T a g wie a p m a c h e n, R a t, T a k, während bekanntlich die Engländer die auslautenden Medien auch tönend sprechen und genau von den entsprechenden Tenues unterscheiden.

weichen kann, wird der über dem Kehlkopfe befindliche Raum aufgebläht, man hört den sogenannten Purkiné'schen Blählaut, der einem dumpfen M ähnlich klingt. So wenig aber die Aspiration für das P, so wenig ist dieser Blählaut für das B charakteristisch. Kempelen glaubte dies zwar einige Zeit und die meisten Franzosen lassen dem B im Anlaute fast jedesmal ein kurzes, dumpfes M vorangehen, ja die Neugriechen bezeichnen sogar die Mediae in der That dadurch, dass sie vor den betreffenden Tenues die zugehörigen Resonanten setzen, so dass ντ für d, μπ für b, γκ für g auftritt, wie aus folgenden Transscriptionen hervorgeht (μπάζαρι = basari (Markt), ντέγγι = dengi (Waarenballen), Γκλειμ = Gleim.[1] — Denn ihre Schriftzeichen β, δ, γ bedeuten bei ihnen bekanntlich keine Verschlusslaute mehr, sondern stehen für die entsprechenden tönenden Dauerlaute (w, s, j).

Während andererseits das P leicht aspirirt wurde, so ist dies für das B, wenn es tönend gebildet wird, schwierig und unnatürlich; denn da schon während oder sogar vor der Verschlusssprengung die Stimme tönt, so tönt sie natürlich weiter, wenn auf das B ein Vocal folgt.

Schliesslich ist für das B noch die Stärke der Lippenexplosion als charakteristisches Merkmal herbeigezogen worden. Und diese Thatsache hat eine grössere Bedeutung, als selbst der Norddeutsche ihr beizumessen gewohnt ist. Da nämlich das B bei zum Tönen verengter Stimmritze, also mit wenig Luftdruck gesprochen wird, so ist diese schwache Explosion, die man auch sehr gut aus den gelinde auf einander gepressten Lippen erschliessen oder direct aus dem geringen Ansteigen der Wassersäule eines in den Mund eingeführten Manometers beobachten kann, als dem B eigenthümlich betrachtet worden. Wenn man daher ohne jegliche Stimme (auch ohne Flüsterstimme) einen festen Verschluss der Lippen löst, so wird Jeder dieses Explosionsgeräusch als P bezeichnen, während eine schwache Explosion eher einem B ähnlich ist.

Von Interesse ist auch hierbei die Sprache derjenigen Leute, die in Folge eines dauernden Kehlkopfverschlusses ganz ohne Stimme sprechen. Czermak[2] giebt zwar an, dass sie die Tenues von den Medien nicht gut unterscheiden, andere[3] indess behaupten, dass sie auch diese Laute deutlich unterscheidbar von einander hervorbringen können. Es liegt auf der Hand, dass wer dieses behauptet, nicht die begleitende Stimme, sondern lediglich die Stärke der Explosion als charakteristisches Merkmal jener Laute ansieht. Andererseits darf man aber nie vergessen, dass auch das kräftigste Lippenexplosionsgeräusch mit Stimme erzeugt uns nie den Eindruck eines P, sondern stets den eines B macht.

Dasselbe, was von der Sprache ohne jegliche Stimme, gilt auch von der Sprache mit Flüsterstimme. In ihr unterscheiden wir das B vom P nur durch die Stärke, mit welcher der Verschluss gesprengt wird. Zwar wird von denjenigen, welche die Medien tönend sprechen, das B mit einem Blähgeräusch und Flüsterstimme erzeugt, was die Auscultation des

---

1 Siehe Rumpelt, Das System der Sprachlaute S. 17. Halle 1861.

2 Czermak, siehe vorige Seite.

3 Jener Soldat unterschied nach Bourguet schwer B von P, dagegen deutlich D von T und G von K.

Kehlkopfes[1] lehrt, was aber das Ohr ohne Hilfsmittel nicht wahrzunehmen vermag. Vielfach bestimmt uns nur die Stärke der Explosion den Laut als P oder B aufzufassen; und dies geschieht bekanntlich auch in der lauten Sprache in den meisten süddeutschen Dialecten. Die Ansicht, dass in diesen die Medien zwar mit Stimme, aber mit Flüsterstimme erzeugt würden, ist irrig. Die Süddeutschen sprechen daher keine „geflüsterten Medien"; sondern wie sie Sievers mit Recht bezeichnet, „tonlose Medien", sie unterscheiden jene Laute lediglich durch die Stärke, mit welcher sie den Verschluss sprengen. Freilich ist das ein schlechtes Charakteristicum, welches, wie Brücke treffend bemerkt, zu allerhand Verwechselungen und Wortwitzen Veranlassung giebt, die uns Norddeutschen geradezu unverständlich sind.

Es ist hier noch der Ort, auf eine Thatsache aufmerksam zu machen, die vielleicht geeignet ist, die Ansicht derjenigen zu unterstützen, welche als oberstes Eintheilungsprincip der Verschlusslaute die Stärke der Explosion hinstellen. Ich habe nämlich bemerkt, dass eine Reihe Taubstummer, auch wenn ihnen der Unterschied von B und P nach unseren Begriffen nicht richtig gelehrt wird, d. h. wenn ihnen nur begreiflich gemacht wird, sie sollen B mit schwacher, P mit starker Explosion hervorbringen, sie dennoch nach einigen Versuchen und Uebungen das B tönend und das P tonlos hervorbringen. Ich weiss sehr wohl, dass das keineswegs die Regel ist, aber wenn man genau darauf achtet, so wird man es nicht so gar selten beobachten. Ich erkläre mir diesen Umstand auf folgende Weise: Damit man eine schwache Explosion der Lippen hervorbringe, kann man sich folgender Mittel bedienen; entweder man verwendet von vornherein einen schwachen Exspirationsdruck, indem man die Exspirationsmuskeln in geringe Thätigkeit setzt, oder man hemmt die Stärke des Luftdruckes, indem man der bewegten Luft ein Hinderniss in den Weg setzt durch Verengen der Stimmritze, oder schliesslich man thut beides zusammen. Es scheint nun Vielen leichter und natürlicher die Stimmritze zu verengen, als die Thätigkeit ihrer Athmungsmuskeln zu reguliren, und bei diesen ereignet es sich auch leicht, dass sie die Stimmritze sogar bis zum Tönen verengen und dann tönende Explosionslaute erzeugen. Hiernach würde das Auftreten der Stimme gewissermassen als eine Art Mitbewegung für eine intendirte schwache Sprengung eines Verschlusses aufzufassen sein.

### 2) Die Zungenverschlusslaute, Linguo-palatales.

So wie die Lippen mit einander einen Verschluss bilden, der aber wegen ihrer anatomischen und physiologischen Beschaffenheit immer gleichartig ausfällt und sich stets auf dieselben Stellen erstreckt, so kann andererseits die äusserst bewegliche und in ihrer Gestalt veränderliche Zunge mit den ihr gegenüberliegenden Theilen

---

1 Um sie auszuführen, setzt man auf den Hals in die Gegend des Kehlkopfes einen kleinen Trichter, an dessen spitzes Ende man einen Gummischlauch gesteckt hat, den man sich ins Ohr führt.

des Mundraumes von den Zähnen ab bis hinten zum weichen Gaumen herunter eine streng genommen unendliche Anzahl von Verschlüssen bilden und zu einer ebenso grossen Menge von Verschlusslauten Veranlassung geben.

Praktisch hat es sich nun herausgestellt, dass das Ohr alle diese Laute nicht zu unterscheiden vermag; aus der Menge der Articulationsstellen hat man daher zwei Regionen herausgegriffen, die zur Erzeugung von zwei für unser Ohr ganz verschiedenen Lautgruppen Veranlassung geben; die erste dieser Regionen reicht von den Zähnen bis etwa hinter die Mitte des harten Gaumens, alle in ihr gebildeten Verschlusslaute haben für uns den akustischen Charakter des T; die zweite Region beginnt hinter der Mitte des harten Gaumens und erstreckt sich bis in den weichen Gaumen hinein, alle hier gebildeten Verschlusslaute haben für uns den Charakter des K.

### *a. Die vorderen Zungenverschlusslaute.*

#### *Das T.*

##### α. Die orale Articulation.

1) Das T dentale. Das am meisten nach vorn gelegene T wird gebildet, indem die Zunge sich an die Vorderzähne und nur an diese sich anlehnt und mit ihnen den Verschluss bildet. Zu diesem Behuf schiebt sie sich entweder zwischen die Zahnreihen oder legt sich an den unteren Theil der Oberzähne an. Dieses T wird in unserer Sprache nicht oder nur ausnahmsweise gebildet, und unterscheidet sich auch in seinen akustischen Eigenschaften so gut wie gar nicht von dem etwas weiter rückwärts gebildeten T, bei welchem der Verschluss an den Zähnen und dem Alveolarfortsatz stattfindet.

2) Das T alveolare, das gewöhnliche T unserer deutschen Sprache. Nach meinen Erfahrungen ist es sehr selten rein alveolar, indem die Zunge nicht blos den Alveolarfortsatz, sondern auch die Oberzähne berührt. Für wen hier das Gefühl nicht ausreicht, der braucht sich nur die Zunge mit Carmin zu bestreichen und T zu artikuliren, die Vorderzähne werden jedesmal gewöhnlich in ihrer oberen Hälfte roth gefärbt sein. (S. Fig. 69, woselbst die vordere Grenze der T Articulation genau gezeichnet, die hintere durch die punktirte Linie angezeigt ist.)

3) Das T cerebrale oder cacuminale entsteht, indem die nach rückwärts aufgebogene Zungenspitze das Gaumendach berührt. Dieses T ist das T cerebrale des Sanskrit; es kommt, so viel ich weiss, in unserer Sprache nicht vor.

*β. Die dorsale Articulation.*

Die soeben beschriebenen T Laute hatten das Gemeinsame, dass bei ihnen als Verchluss bildend die Zungenspitze, also das „orale" Ende der Zunge, auftrat, während die jetzt zu erwähnenden mit dem Zungenrücken (dorsal) articulirt werden. Man muss, wie dies SIEVERS thut, diesen durchgreifenden Unterschied gelten lassen, da die blosse Articulationsstelle für Kennzeichnung dieser Laute nicht mehr genügt. Ein dorsal articulirtes T klingt ganz anders als ein oral articulirtes, wenn auch die Articulationsstelle ganz dieselbe ist, wie man sich durch die Carminmethode überzeugen kann. Alle dorsalen T Laute haben etwas, was uns an das K erinnert, obwohl sie doch auf der anderen Seite von einem reinen K Klang entfernt sind.

Dieser Umstand hängt, glaube ich, damit zusammen, dass das K nicht bloss weiter hinten articulirt, sondern dass die Art der Verschlusssprengung beim K eine andere ist als beim T. Die K Articulation ist eine breite; die Zunge, welche sich ihrer ganzen Breite nach anlegt, wird in ihrer ganzen Breite gelöst. Die T Articulation ist (eben mit Ausnahme des dorsalen T) eine spitze, bei der nur die mittleren Theile der Zunge in viel geringerer Breite den Verschluss bilden, beziehungsweise bei seiner Lösung betheiligt sind. Demzufolge ist diese Lösung bei den ersten T-Lauten eine kürzere, rapidere, als bei den zweiten, dorsalen T- oder den K Lauten, und hierin beruht der wichtige, akustische Unterschied jener beiden Lautgruppen, den man auch dem Auge sichtbar machen kann. KÖNIG[1] beschreibt die Flammenbilder der drei Laute P, T, K folgendermassen. Bei P erhebt sich die Flamme ganz plötzlich und steil bis zu einer bedeutenden Höhe über die Abscisse, beim T ist die Erhebung weniger plötzlich und nicht so hoch, beim K aber ist sie noch viel geringfügiger und stellt eine „fast gleichmässig auf- und absteigende Welle" dar.[2]

4) Das T dorsale. Die Zungenspitze berührt die Unterzähne, der Zungenrücken bildet mit einer in der T Region gelegenen Stelle einen mässig breiten Verschluss. Der so gebildete Laut ist nach BRÜCKE das t' der Czechen.

*Das D.*

Lässt man während des Verschlusses oder gewöhnlich schon einen Moment früher (Blählaut) die Stimme tönen, so gehen alle die eben beschriebenen T Laute in die entsprechenden D Laute über, wir haben demnach ein D dentale, alveolare, cacuminale und dorsale.

1 KÖNIG, Ann. d. Physik CXLVI. S. 184. 1872.

2 Leider ist die objective Darstellung der Consonanten überhaupt noch sehr unvollkommen, so dass ich auf die verschiedenen Bilder, welche sich im Phonautographen zeigen, hier nicht näher eingehen kann, obwohl sie bei verbesserten (namentlich mit starken Dämpfungen versehenen) Apparaten noch viel Interessantes zu lehren versprechen.

*b. Die hinteren Zungenverschlusslaute.*

*Das K.*

Zu den Zungenverschlusslauten gehören ferner die K Laute, die, wie schon erwähnt, alle dorsal gebildet werden, indem ein Theil des Zungenrückens mit den hinteren Partieen des harten Gaumens oder selbst mit dem weichen Gaumen den Verschluss herstellt.

Von den auf diese Weise zu erzeugenden Lauten, deren Zahl natürlich je nach der Uebung der Zunge sehr gross ist, unterscheiden wir in unserer Sprache zwei, ein vorderes nur mit dem harten Gaumen gebildetes und ein hinteres, entweder blos mit dem weichen oder dem weichen und harten Gaumen zugleich gebildetes K.

Das erstere findet sich naturgemäss vor oder hinter denjenigen Vocalen, bei denen der mittlere Theil des Zungenrückens schon dem harten Gaumen genähert ist, so dass nur eine geringfügige Bewegung der Zunge den Verschluss herstellt oder löst (wie in Kirche, Kegel, Picke, Ecke), das zweite in Verbindung mit denjenigen Vocalen, behufs deren Bildung der hintere Theil des Zungenrückens dem Gaumen nahe ist, der vordere Theil der Zunge aber platt im Grunde der Mundhöhle liegt, wie in den Worten Hacke, Hucke, kahl, Kugel.

Im Arabischen kommt 3) nach BRÜCKE noch ein K vor, welches so weit wie möglich an der hintersten Grenze des weichen Gaumens gebildet wird, das Kaf (ق).

*Das G.*

Aus den K Lauten entstehen, wenn wir die Stimme tönen lassen, die entsprechenden G Laute, deren es ebenfalls in unserer Sprache zwei giebt (gieb, geben; gab, Gold).

Im Auslaut verliert das G seinen Charakter, es wird entweder ein K, wie in den Wörtern Tag, mag, Gang, Haltung, oder ein Reibungslaut, wie in arg, Balg, und wie ch gesprochen. Bekannt ist, dass es dialectisch auch im Anlaut als tönender Reibungslaut gesprochen wird, wie in jejeben, jegangen.

3) Der Verschlusslaut des Kehlkopfes, das Hamze.

Wenn man im Deutschen irgend einen anlautenden Vocal ausspricht, so geschieht das in der Weise, dass die verschlossene Stimmritze durch den Exspirationsstrom gesprengt wird. Diese Sprengung, auf welche unmittelbar die tönende Stimme für den Vocal folgt, stellt jedoch einen Explosivlaut dar, so gut wie das K oder P und wird, wenn auch in unserer Sprache nicht als besonderer Laut geschrieben, doch von den Arabern als ein solcher angesehen und mit Hamze

bezeichnet. Die alten Griechen setzten für diesen Laut bekanntlich den Spiritus lenis. (Siehe Anmerkung auf S. 197.)

Das Sprengen des Stimmbandverschlusses, wie es beim Husten geschieht, ist ein verstärktes Hamze. Hier zeigt sich auch eine gewisse Aehnlichkeit dieses Lautes mit dem K, dem es im Schalle einigermassen ähnelt. Das Meckern der Ziegen, welches weiter nichts ist, als eine Reihe schnell aufeinander folgender Stimmstösse, die alle mit einer energischen Sprengung des Kehlkopfverschlusses einsetzen, hat wohl aus diesem Grunde auch als charakteristischen Consonant das K (Meckern, *μηκάομαι*), ebenso die verschiedenen, das Husten charakterisirenden provinciellen Bezeichnungen (külstern, käkzen, kuzen etc.).

Während uns dieser Laut in unserer Sprache geläufig ist, sobald er vor einem Vocale gebildet wird, so fremdartig erscheint er uns, sobald er nach einem Vocale auftreten und diesen also durch Kehlkopfverschluss gewissermassen abschneiden soll. Nichtsdestoweniger geschieht dies nach Brücke, um das Hamze auch im Auslaute deutlich hörbar zu machen, beim Koranlesen und der sorgfältigen Aussprache dadurch, dass die Exspirationsluft gegen Ende des Vocales stärker gedrängt wird (was wir oben S. 210 als charakteristisch für jeden durch B i l d u n g eines Verschlusses erzeugten Verschlusslautes hinstellten) und ihm dann der Ton durch die zuklappende Stimmritze plötzlich abgeschnitten wird. Dadurch erhöht sich naturgemäss der Stimmton ein wenig; solch' ein Hamze heisst desshalb ein Erhöhungs-Hamze.

### E) Die Reibungs- oder Zischlaute (Spiranten).

Die Reibungslaute haben alle das Gemeinschaftliche, dass sie Geräusche darstellen, welche entstehen, indem der Exspirationsluftstrom durch eine im Ansatzrohr oder im Kehlkopf selbst gebildete Enge tritt. Da man diese Enge willkürlich lange bilden und auch die Ausathmung über mehrere Secunden ausdehnen kann, so sind alle diese Laute im Gegensatz zu den vorigen nicht momentane, sondern Dauerlaute. Sie zerfallen je nach dem Ort, wo die Engen gebildet und die Reibungsgeräusche erzeugt werden, naturgemäss in Lippen-, Zungen- und Kehlkopfsreibungslaute.

#### 1) Die Lippenreibungslaute, Spirantes labiales.

*Das F.*

1) D a s F b i l a b i a l e. Wenn man die Lippen einander nähert und durch die gebildete kleine Oeffnung Luft treibt, so wie wenn man Staub wegblasen wollte, so hört man ein sanftes, zischendes Geräusch, welches jedoch in unserer Sprache als Consonant nicht auftritt.

2) D a s F l a b i o d e n t a l e. Wie der Name besagt, nehmen an seiner Bildung Theil die Lippen und die Zähne, und zwar die Oberzähne und die Unterlippe, nur ausnahmsweise die Unterzähne und

die Oberlippe (KEMPELEN). Das so gebildete Geräusch ist bei weitem schärfer, weil die Luft durch eine enge Lücke hindurchgetrieben wird, deren einer Rand (die Zähne) scharfkantig ist.

*Das W.*

Den beiden tonlosen F Lauten entsprechen zwei tönende W Laute, ein W bilabiale, welches, so weit meine Erfahrungen reichen, von Deutschen nur ausnahmsweise gebildet wird, sich aber in der englischen Sprache (W, Wh)[1] häufig findet, während das W labiodentale unser gewöhnliches W, das v der Franzosen und Engländer[2] darstellt. Uebrigens finden sich gerade bei diesem Laute mannigfache Abweichungen in der Bildung und seinem Gebrauch; daher die verschiedenen Angaben der Autoren.

2) Die Zungenreibungslaute, deren Engen gebildet werden von der Zunge einerseits und den Zähnen oder dem Gaumen andererseits.

Dieselben sind, wie alle diejenigen Laute, bei deren Bildung die Zunge betheiligt ist, aus oben schon dargelegten Gründen äusserst mannigfaltig in der Art ihrer Entstehung und ihrem Schall. Nichtsdestoweniger zerfallen sie auf Grund ihres verschiedenen akustischen Charakters, sowie die entsprechenden Verschlusslaute in zwei grössere Gruppen, die vorderen, die wir alle mit dem Namen der S Laute, und die hinteren, die wir mit dem der Ch Laute zusammenfassen können.

*a. Die vorderen Reibungslaute, S Laute.*

*α.* Die stimmlosen.

aa. Das harte th der Engländer, ϑ der Neugriechen.

Dieser Laut ist in unserer Sprache nicht gebräuchlich[3]; man bildet ihn, indem man eine Enge herstellt zwischen den Schneidezähnen und der Zunge, die sich entweder zwischen die Zahnreihen schiebt oder nur die unteren Partieen der Schneidezähne, aber nicht den Gaumen berührt. Die Lippen müssen mässig zurückgezogen sein; schiebt man sie vor wie beim U, so verliert der Laut sein charakteristisches Geräusch.

Sowohl in der Art seiner Bildung, wie auch in seinem akustischen

1 HENRY SWEET, Handbook of phonetics p. 41. Oxford 1877 und KINGSLEY. Mechanism of Speech in The dental and oral science Magazine p. 40. New-York. Febr. 1878.

2 Pronunciation for Singers by ALEXANDER J. ELLIS p. 64. London 1877. Eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten Thatsachen, die ausführlich in dem grösseren Werke Early Pronuntiation niedergelegt sind.

3 Nur Leute, von denen wir sagen, sie stossen mit der Zunge an, bilden diesen Laut statt des S.

Charakter ist er am ähnlichsten dem f, mit dem es auch von Engländern verwechselt wird, so dass DICKENS nothing in dem Munde des gemeinen Mannes zu nuffing, nuffin werden lässt, und es in dieser Weise umschreibt. Es ist weiter bekannt, dass das griechische ϑ, welches nicht bloss von den Neugriechen, sondern höchst wahrscheinlich auch von den Altgriechen als ein Zischlaut ausgesprochen wurde, vielfach mit dem φ oder f verwechselt wird oder in dasselbe übergeht, z. B. *ϑήρ*, äolisch *φηρ*, lat. fera, *ϑύρα*, lat. fores, *ϑυμός*, lat. fumus etc.

Im Russischen tritt fast regelmässig statt des griechischen ϑ ein f auf: Feodor (Theodor), Marfa (Martha), Afanasia (Athanasia).[1]

### bb. Das S.

Der S Laut ist derjenige, dessen Geräusch von allen Consonanten am weitesten und deutlichsten wahrgenommen und unterschieden werden kann; es ist der Zischlaut par excellence; deshalb tritt er auch allein in unserer Sprache als Interjection auf und dient bekanntlich dazu, um Ruhe zu gebieten oder Missfallen auszudrücken (St, Zischen). Um diesen Laut zu bilden, müssen wir eine Enge erzeugen zwischen der Zungenspitze, die sich in ihrer Mitte ein wenig aushöhlt, den Schneidezähnen und dem Alveolarfortsatz (s. Fig. 71). Die Schärfe wird ihm jedoch erst dadurch ertheilt, dass sich die Unterzähne den Oberzähnen bis auf eine äusserst geringe Entfernung nähern.

Die wesentlichen Eigenschaften des S Lautes, durch die er sich auch akustisch von dem vorigen unterscheidet, liegen darin, dass 1) die für das S gebildete Enge stets grösser ist, als die für das ϑ nothwendige, und dass demgemäss das S Geräusch stets lauter ist als das ϑ Geräusch, 2) dass als die obere Begränzung dieser Enge nie auftreten dürfen die Schneideflächen der Oberzähne. Wird zwischen ihnen und der Zunge die Luft hindurch getrieben, so ertönt immer ein ϑ, nie ein S. Man kann auf der anderen Seite aber auch ein ganz deutliches S bilden, wenn man die Enge nur herstellt zwischen der Zunge und den oberen Partieen der Schneidezähne, so

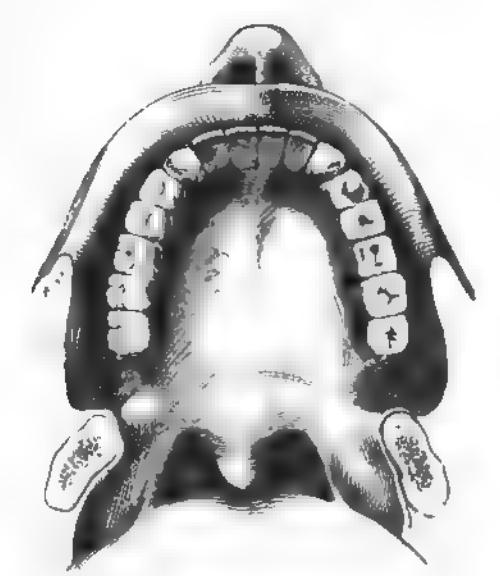


Fig. 71. Die Articulation des S. Sehr häufig ist die Spalte an den Schneidezähnen noch schmäler.

1 RUMPELT, Das natürliche System der Sprachlaute. Halle 1869.

dass der Luftstrom an die unteren Abschnitte der Zähne anprallt. Dieses S ist allerdings nicht ganz gleich dem S unserer Sprache, aber doch noch lange kein ϑ oder Th.

Sehr zierlich sieht das Bild des S, d. h. die Figur, aus, welche von der mit Carmin gefärbten Zunge an dem harten Gaumen gezeichnet wird. Dasselbe stellt bei mir dar einen etwa 5—7 mm. breiten Streifen, der genau parallel dem oberen Rande der Zähne sich auf dem Alveolarfortsatze und den oberen Theilen der Zähne selbst nach hinten zieht und oberhalb des rechten, mittleren Schneidezahnes eine etwa 3—5 mm. grosse Lücke zeigt. Das ist die Articulationsstelle, die Enge für das S.[1] (Siehe Fig. 71.)

Interessant ist der Wechsel, welchen der Laut erfährt, wenn man die leicht ausgehöhlte Zungenspitze immer weiter nach hinten mit dem Gaumen in Berührung bringt, so dass die untere Fläche der Zunge nach vorn gewendet bleibt. Je mehr sich diese Enge für das S, die also bei mir nicht ganz genau in der Mitte liegt, nach hinten bewegt und je länger mithin der Raum wird, welcher zwischen ihr und den Zähnen liegt, um so tiefer wird das zischende Geräusch[1], es nähert sich mehr und mehr dem folgenden Laut, dem Sch. Auf diesem Wege liegt, allerdings mit dorsaler Articulation ausgesprochen, das polnische ś.

cc. Das Sch.

Das Sch, dem vorigen Laut ungemein nahe verwandt, tritt (bei mir) auf, sobald die Zunge sich mindestens 1 cm. hinter den vorderen Schneidezähnen an den harten Gaumen anstemmt und daselbst die Enge bildet. Jeder wird annähernd dasselbe an sich beobachten können, wenn er entweder mit gefärbter Zunge ein Sch spricht oder bei mässig geöffnetem Munde die in ihrer Mitte leicht ausgehöhlte Zungenspitze (mit ihrer unteren Fläche nach vorn gewendet) immer weiter nach hinten schiebt bis ein Sch erklingt und sich dabei im Spiegel beobachtet.

Obwohl man auf diese Weise ein reines Sch erhält, muss doch bemerkt werden, dass man es gewöhnlich nicht so bildet, weil das Emporheben der Zungenspitze nicht ganz bequem ist. Man articulirt vielmehr mit dem Zungenrücken und stellt mit diesem die Enge her; zu gleicher Zeit verschärft man den Laut, indem man die Zähne schliesst, und man entfernt ihn noch mehr vom S, das heisst man macht ihn tiefer, indem man die Lippen ein wenig vorschiebt. Dieses Vorschieben der Lippen vertieft auch den S Laut, führt ihn aber nicht ohne Weiteres, wie Einige glauben, in den Sch Laut über.

1 Die Höhe der verschiedenen S Laute, sowie ihre sprachgeschichtliche Entwickelung findet man bei Michaelis, Ueber die Physiologie und Orthographie des S Lautes (Herrig's Archiv XXXII. 1863). Er unterscheidet eine grosse Menge von S, auf die einzugehen hier nicht der Ort ist. Die Höhe des S Geräusches wird selbstverständlich verschieden angegeben. (Siehe Merkel, Laletik S. 140, Kräuter, Ueber mundartliche Orthographie 1876, Wolf, Sprache und Ohr S. 30 etc.)

Die Zweifler dürfte am besten und schnellsten wieder meine Carminmethode überzeugen, und vor Allem dazu dienen, die irrige Ansicht zu widerlegen, dass in der Sch Articulation diejenige des S enthalten sei. Davon ist keine Rede. Das Bild des Sch ist vielmehr folgendes: In der Gegend des zweiten bis dritten Backzahnes (mitunter auch noch weiter nach hinten) sieht man jederseits zwei breite Vorsprünge sich der Mitte nähern. Hier lassen sie eine Enge von etwa 8—10 mm., die bei mir wiederum (siehe Fig. 72) rechts gelegen ist. Die Vorsprünge ziehen sich dann in Form breiter Streifen bis an die letzten Backzähne. Die Articulationsstelle des Sch ist also viel breiter als diejenige des S, und viel weiter nach hinten gelegen (vgl. Fig. 71 und 72). Die Thatsache, dass der Sch Laut tiefer als der S-Laut ist, finde ich zuerst berücksichtigt von Kempelen, des Weiteren dann ausgeführt von Merkel, Wolf, Michaelis u. A.; dennoch ist sie ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal zwischen ihm und dem S. Uebrigens geht auch aus der künstlichen Nachbildung des Lautes, wie wir sie dem Meister Kempelen verdanken, diese Thatsache hervor. Kempelen musste, um mit einer gewöhnlichen Kinderpfeife ein Sch zu erhalten, den Kern ($K$) (siehe Fig. 73) weiter herausziehen, so dass zwischen ihm und der Schneide ($s$) der Pfeife ein grösserer Raum blieb, als derjenige war, den er für die Herstellung des S an einem ganz ähnlichen Apparat für nöthig fand. Was bei der Pfeife die Enge zwischen Kern und Wand ist, das ist beim Munde die ausgehöhlte Zunge und der Gaumen; die Schneide der Pfeife entspricht der Schneide der Zähne. Hier wie dort muss sich die Enge weiter von der scharfen Kante, sei es der Zähne oder der Schneide entfernen, um das tiefe Geräusch zu erzeugen.

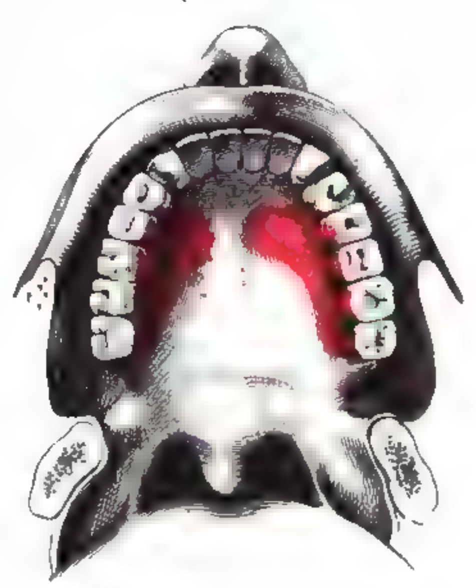


Fig. 72. Die Articulation des Sch.

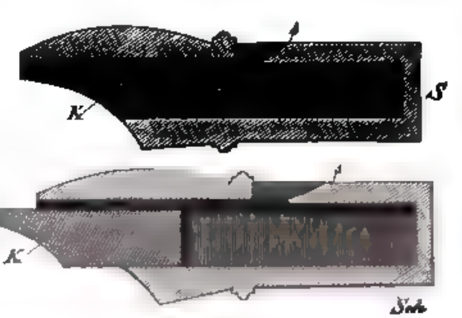



Fig. 73. *S* die S Pfeife, *Sch* die Sch Pfeife von Kempelen. (Natürliche Grösse.)

Hiermit erledigt sich die eigenthümliche Ansicht von Brücke (die

übrigens von keinem der nachfolgenden Untersucher[1] getheilt wird), dass das Sch ein zusammengesetzter Laut sei und zweier Articulationsstellen, das des S und des hinteren Ch zu seiner Bildung benöthige. Dass erstere nicht existirt, lehren die oben mitgetheilten Beobachtungen, dass letztere nur zu existiren scheint, weil eine in den Mund genommene Bleikugel bei nach hinten gebeugtem Kopfe während der Articulation des S, aber nicht während der des Sch in den Rachen fällt — was leicht zu constatiren —, rührt daher, dass bei der Sch Bildung die Seiten der Zunge in grösserer Breite dem Gaumen anliegen. Zudem ist ihr Rücken in grösserer Ausdehnung dem Gaumen genähert, als beim S und verläuft ihm ein Stück annähernd parallel, während er beim S sich rasch von ihm entfernt (vgl. Fig. 71 und 72).

β. Die tönenden, vorderen Reibungs- (S) Laute.

Den beschriebenen tonlosen Zischlauten entsprechen folgende tönende: 1) das weiche th der Engländer, oder δ der Neugriechen; 2) das weiche S, das S unserer Sprache, wie es im Anlaut (Sache, Salbe) auftritt, das z der Franzosen; 3) das tönende Sch, das J der Franzosen (in jour, jardin).

Während eigenthümlicher Weise das anlautende S in der deutschen Sprache (sofern auf dasselbe ein Vocal folgt) immer tönend gebildet wird, tritt der ihm verwandte Laut, das Sch, immer tonlos auf (Schaben, Schürze u. s. w.). Auch bei diesem Laut zeigt sich der Vortheil der tönenden Aussprache behufs seiner deutlichen Charakterisirung. Indem die Norddeutschen das französische j stets tönend aussprechen (was viele Süddeutsche nicht thun), bleiben letztere den Franzosen entweder ganz unverständlich oder erscheinen ihnen lächerlich. (Siehe die verschiedenen Nummern des „Journal amusant“ nach dem Feldzuge 1870 bis 71.)

In der Flüstersprache unterscheiden wir die weichen (sonst tönenden) Zischlaute von den harten (sonst tonlosen) durch die Stärke, mit welcher wir die Luft durch die Enge treiben. Dabei kann gleichzeitig im ersten Falle die Stimmritze etwas verengt sein, ohne dass deshalb dem S Geräusch sich das der Flüsterstimme beizumischen braucht.

*b. Die hinteren Reibungslaute, die Ch Laute.*

*α.* Die stimmlosen.

Das Ch.

Man unterscheidet deren zwei, ein vorderes, wie es in Verbindung mit den Vocalen ä, e, i (ächt, Pech, Licht) und ein hinteres (wie in Wache, Woche, Wucht) entsprechend den gleichartigen Verschlusslauten gebildet wird.

Der akustische Charakter aller dieser Laute beruht darauf, dass die durch die Enge getriebene Luft an dem Gaumen und nicht an

---

1 Merkel, Rumpelt, Sievers, Hoffory, Kingsley, Alexander W. Ellis u. A. in den betreffenden, öfters citirten Werken.

den Zähnen sich bricht; deshalb klingen sie stumpfer und haben lange nicht die Intensität wie ihre Vorgänger, die durch Brandung des Luftstromes an der Schärfe der Zähne entstanden (Brücke). Zudem sind ihre Geräusche sämmtlich, weil sie grösseren Resonanzräumen ihre Entstehung verdanken, tief und um so tiefer, je weiter hinten die Enge liegt, je grösser also die Räume werden.

Warum wir bei den tiefen Vocalen das hintere und bei den spitzen das vordere Ch anwenden, liegt auf der Hand; es ist bequemer, dort die Enge zu bilden, wo Zunge und Gaumen schon genähert sind, das ist beim A, O, U bekanntlich in den hinteren Partieen, bei E, J in den vorderen. Lässt man daher einem J ein hinteres Ch folgen und unterdrückt nicht sofort die Stimme von dem Augenblicke an, von welchem die Zunge den Verschluss zu bilden sich anschickt, so ertönt zwischen dem J und dem hinteren Ch ein Zwischenlaut ein A furtivum (Purkiňe).[1] Setzt man andererseits ein vorderes Ch hinter ein U, so schiebt sich naturgemäss unter denselben Bedingungen wie oben hier ein J ein. — Soweit mir bekannt, bringen die Schweizer und die polnischen Juden vorzugsweise diese tiefen Ch hervor, auch in Verbindungen, in denen sie uns unnatürlich erscheinen. Der Schweizer sagt ich (hinteres ch) mit dumpfem J, der polnische Jude iach mit spitzem J.

β. Die hinteren, tönenden Reibungslaute

sind 1) das J der Deutschen, welches dem vorderen Ch entspricht (im Worte ja, je u. s. w.), 2) ein hinteres tönendes Ch, das in unserer norddeutschen Sprache gehört wird in den Worten Lage, Bogen.

3) Der Reibungslaut des Kehlkopfes, das H.

Sind die Stimmbänder nicht vollständig geschlossen, sondern entweicht die Luft mit erheblicher Schnelligkeit durch die mehr oder weniger verengte Stimmritze, so erklingt ein Geräusch, welches in unserer Sprache mit H bezeichnet wird, im Altgriechischen durch den Spiritus asper angezeigt wurde.

Das H besitzt gewisse Eigenthümlichkeiten, welche Kempelen in folgenden Worten vorzüglich schildert: „Dieser Buchstabe hat eine besondere Eigenschaft, die ihn von allen anderen unterscheidet. Sie besteht in dem, dass er keine eigene Lage hat, sondern immer desjenigen Selbstlauters seine annimmt, der ihm nachfolgt. Wenn nämlich Gaumensegel, Zunge und Lippen sich in die Lage irgend eines Selbstlauters gerichtet, so lässt sich die Stimme, die diesen Selbstlauter beleben soll, nicht sogleich hören, sondern die Lunge stösst vorher in diese Lage einen Hauch, dann verengt sich erst die Stimmritze und fängt an zu tönen. Sagt man z. B. Himmel, so liegen, ehe das H noch anfängt, schon Zunge und Lippe in der Lage des J, bei Huld in der Lage des U, bei Haus in der Lage

[1] Siehe Purkiňe in Kwartalnik naukowy II. p. 154. Krakow 1835.

des A u. s. f. Um hiervon wieder einen Beweis zu haben, so richte man die Zunge und Lippen zu einem A, dann halte man die flache Hand vor den Mund in der Entfernung etwa eines Zolles und spreche langsam H, so wird man, so lange das H dauert, ein Lüftchen auf der Hand verspüren, sobald aber der Selbstlauter A anfängt, so hört jenes auf."

Auf Grund dieser von Kempelen beobachteten Thatsache, dass das H keine eigene Lage hat, sondern zu seiner Bildung die Articulationsorgane immer die Lage des folgenden Vocals annehmen, schliesst Hoffory[1], dass das H unserer Sprache den Vocalen zugerechnet werden muss. Denn erstens sei es klar, dass man nicht von einem H schlechtweg sprechen darf, sondern für jeden Vocal ein entsprechendes H aufstellen muss $h^a$, $h^i$, $h^u$, $h^o$ u. s. w., zweitens sei es ebenso klar, dass jeder dieser verschiedenen H Laute ganz dieselbe Mundstellung einnimmt, wie der correspondirende Vocal, und dass er sich von dem correspondirenden Vocal durch Nichts als durch das Fehlen des Stimmtones unterscheidet. Er verhalte sich mithin zum Vocal ganz wie ein tonloser Consonant oder Halbvocal zum tönenden, mit einem Worte das H sei ein tonloser Vocal, $h^a$ ein tonloses A, das $h^i$ ein tonloses J u. s. w.

Gegen diese Auseinandersetzungen, die dem H eine ganz besondere Stellung unter den Lauten einräumen, ist meiner Meinung nach Folgendes geltend zu machen.

Einmal wird nicht blos das H durch benachbarte Vocale beeinflusst, so wie es Kempelen von ihm beschrieben, sondern fast alle Consonanten werden je nach ihrer Umgebung vocalisch gefärbt. (Man spreche, um sich hiervon zu überzeugen li, la, lu, ri, ra, ru etc. und achte auf die Lippenstellungen). Wir bilden eben gleichzeitig den Vocal und den Consonanten; das l vor dem i ist ein $l^i$, das vor dem u ein $l^u$ u. s. f.

Ferner ist das H nicht ganz gleich einem geflüsterten Vocal, sondern stellt eben in Folge der verschiedenen Stellungen der Stimmbänder ein anderes Geräusch dar, als das der Flüsterstimme ist und bedarf auch viel mehr Luft, als diese. Schliesslich kann man auch flüsternd ha, hi, hu sprechen, was nach Hoffory nicht möglich wäre.

Das H ist eben weiter Nichts als der Reibungslaut des Kehlkopfes, so gut wie das F bilabiale derjenige der Lippen ist.

Der tönende Reibungslaut des Kehlkopfes

ist ebenfalls zu erzeugen. Er stellt eine matte, hauchende Stimme dar, die aber meines Wissens nicht als sprachliches Element auftritt. Um ihn zu bilden, muss man die Glottis intercartil. offen halten und die Stimmbänder in Schwingungen versetzen.

### F) Die zusammengesetzten Laute.

1) Die aus Vocalen und Consonanten zusammengesetzten Laute. (Die Mouillirung und Labialisirung der Consonanten.)

Für Brücke, der die Ansicht Chladni's theilt, sind die mouillirten Laute weiter Nichts, als zwei sich berührende Laute, ähnlich dem X oder

1 Hoffory, Ztschr. f. vergl. Sprachforschung. N. F. III. 6. S. 525.

Z; das L mouillé der Franzosen beispielsweise = einem L mit folgendem j, das N mouillé der Italiener und Spanier (gn, ñ) ebenfalls = einem N + j. Brücke behauptet demnach mouillirte Laute nicht continuiren zu können, gerade so wenig wie man einen Diphthongen oder ein X continuirlich auszusprechen vermöge. Dieser Ansicht steht die anderer Forscher entgegen, von denen ich nenne Kudelka, Rumpelt, Hoffory, Sievers. Sie alle sind der Meinung die mouillirten Laute, zu denen Rumpelt zuerst die jerirten Laute der slavischen Sprachen rechnete (z. B. ś, ź, ń, l im Polnischen) continuiren zu können. Für sie handelt es sich also nicht um eine Folge von Lauten (nj, lj), sondern um eine wirkliche Verschmelzung, um eine Zusammensetzung zweier Laute „es sei beispielsweise das ń des Polen gewissermassen mit einem J getränkt, welches man unausgesetzt vernehmen könne“ (Rumpelt).

Nach Hoffory unterscheiden sich alle dentalen mouillirten Verschluss-, Reibe-, L und Nasallaute dadurch von den entsprechenden nicht mouillirten, dass bei ihrer Hervorbringung ein grösserer Theil der Zunge gegen den Gaumen gestemmt ist, als bei den nicht mouillirten. Durch diese Articulation werde die Durchdringung der betreffenden Consonanten mit einem j hervorgerufen.

Sievers endlich fasst die mouillirten Laute in dem Sinne als zusammengesetzt auf, dass sich zu ihrer Hervorbringung eine Vocal- und zwar die J-Articulation (d. i. Hebung der Vorderzunge und spaltförmige Erweiterung der Lippen) mit einer Consonantenarticulation vereinige; so geschehe es in den slavischen Sprachen (ń, ś der Polen, Ль (lj), Нь (nj), Сь (sj) der Russen), während die mouillirten Laute der Romanen in der That nur Lautverbindungen, wie es Brücke angegeben hat, darstellen, jedoch wie ich hinzufüge mit Unterschied. Das N der Franzosen beispielsweise (wie in campagne) ist entschieden mouillirt, das heisst mit J durchtränkt, wie die geschilderten slavischen Laute; das L mouillé nach der heutigen Aussprache bekanntlich = einem einfachen j (fille = fije, Versailles = Versaje).

Wenn ich diese slavischen Laute (nach dem Urtheile von Slaven) richtig hervorbringe, so hebe ich dabei auch bedeutend den Kehlkopf, was meiner Meinung nach wesentlich zur Zuspitzung dieser Klänge (s. den Unterschied zwischen N und Ṅ S. 201) beiträgt; dasselbe beschreibt auch Brücke von Piotrowski. —

So wie man verschiedene consonantische Laute durch die geschilderten Mittel mit einem J durchtränken kann, so vermag man sie andererseits durch Vorstülpung und Rundung der Lippen und gewöhnlich gleichzeitige Senkung des Kehlkopfes mit einem U zu verschmelzen, sie zu „labialisiren“, wie das nach Sievers hin und wieder im Dänischen vorkommt (Kun, pund, tunge). (Siehe ausserdem S. 224 und 227.)

### 2) Die aus zwei Consonanten zusammengesetzten Laute.

Wie begreiflich, kann man leicht die Zunge zu gleicher Zeit für zwei verschiedene Consonanten einstellen z. B. für ein L und W etc.; diese Laute machen uns aber akustisch nicht den Eindruck von zusammengesetzten. Ein seiner Genese und seinem Geräusche nach zusammen-

gesetzter Consonant eigener Art ist hingegen das rz der Polen, das ř der Czechen. Es ist schwer über seinen Mechanismus ins Klare zu kommen, weil er nicht durchweg gleich gebildet wird. So weit ich den Laut von den Polen aus der Umgangssprache kenne, muss ich sagen, dass ich in ihm selten ein R gehört habe, wie dies auch Purkiňe angiebt, sondern lediglich das bekannte polnische ś. Wenn indessen eine geübte polnische Zunge diese beiden Laute in Wörtern ausspricht, deren Sinn und Schreibweise dem deutschen Hörer fremd sein müssen, so wird er bei einiger Aufmerksamkeit häufig das ś von einem rz unterscheiden.

Wenn ich diesen Laut (rz) bilde, so bringe ich das Zittern im Kehlkopf vor (R laryngale) oder was vielleicht noch richtiger durch kraftlose Articulation des Sch; dann werden bei der nöthigen Uebung dem durch den Luftstrom erzeugten Sch Geräusch R artige, wenn auch nur sehr geringfügige Erzitterungen ertheilt.

Das czechische ř, über das ich keine Erfahrungen besitze, stellt nach Brücke weiter Nichts dar, als ein kurzes auf zwei Vibrationen bestehendes R, welches dem Sch vorausgeht.

---

## ACHTES CAPITEL.

# I. Die Berührung der Laute in der Sprache.

### I. Berührung der Vocale und Halbvocale.

Wenn sich zwei Vocale berühren, so entstehen entweder Diphthonge, indem man die Stimme wesentlich während des Ueberganges aus einer Stellung in die andere tönen lässt, oder die klangärmeren Vocale (J, Ü, U) werden, falls sie vor klangreicheren stehen, noch mehr reducirt, sie werden den Consonanten fast gleichwerthig (s. S. 169). Will man zwei Vocale von einander als getrennt bezeichnen, sollen sie sich also in der Sprache nicht direkt berühren, sei es dass sie in einem Worte hintereinander vorkommen oder das Ende des einen und den Anfang eines anderen Wortes bilden, so setzen wir den zweiten mit dem Kehlkopfverschlusslaut, dem Hamze, ein; wir schliessen die Stimmritze und sprengen den Verschluss. Den auslautenden Vocal hingegen schneiden wir nicht mit dem Hamze ab, sondern lassen die Stimme schon vorher verklingen durch Abnahme des Exspirationsdruckes.

Werden miteinander verbunden ein Klanglaut oder Halbvocal (L, M, N) und ein Vocal, so erscheint ersterer stets consonantisch. Letzterer ist der Träger des Sylbenaccents, auf ihm ruht der stärkere Stimmton, vorausgesetzt natürlich, dass der Vocal überhaupt gespro-

chen und nicht wie ein stummes E (in Endungen em, en, el) verschluckt wird.

Während wir den Vocal regelmässig mit der Sprengung des Kehlkopfverschlusses einsetzen, thun wir dieses, sobald ein Halbvocal ein Wort beginnt, nicht. Wir bilden das anlautende L, M, R u. s. w. so, dass die zum Tönen verengte Stimmritze sofort tönt, erst schwach, dann stärker, aber nie so, dass sie mit einer gewissen Gewalt gesprengt wird. Ja man kann, wenn man diese Laute aus dem Kehlkopfverschluss heraus bildet, Leuten, die das Hamze nicht gut hören, es auf diese Weise leicht deutlich machen; denn die so gebildeten Laute klingen fremdartig.

Abgesetzt aber werden alle Sonoren in unserer Sprache — mit nur geringer Ausnahme gewisser Interjectionen — durch Abnahme des Exspirationsdruckes; man lässt sie verklingen und der Stimmton sinkt etwas herab. Anders dagegen im Orient; hier schneidet man die tönenden Laute, die Vocale vielfach durch den Kehlkopfverschluss ab. Dies führt gerade zu dem entgegengesetzten Resultat, die Stimme hebt sich und wird lauter gegen das Ende der Worte oder Sylben. Am eigenthümlichsten tritt uns diese fremdartige Aussprache entgegen im Koranlesen (Brücke) und in abgeschwächter, veränderter Form in dem jüdischen Dialect, in dem sogenannten „Jüdeln“; denn auch hierbei wird oft der Stimmton bis ans Ende eines Vocals mehr und mehr gehoben und dann plötzlich abgeschnitten.

## II. Berührung der Vocale mit Consonanten im engeren Sinne.

Wenn sich Vocale mit Consonanten in einer Sylbe oder einem Wort vereinigen, so ist es erklärlich, dass der stärkere und charakteristische Laut, der Vocal, eher den Consonanten als umgekehrt dieser den Vocal beeinflusst (s. S. 224).

Schon an dieser Stelle stossen wir auf das wichtige Gesetz, dass, wo immer Laute (namentlich solche, bei denen complicirte Muskelactionen nöthig sind) einander berühren, wir dieselben vielfach so aussprechen, wie sie uns die geringste Mühe machen, ohne dass wir natürlich dabei das Klangbild jenes Wortes hochgradig verändern dürfen.

Es war Kempelen, der meines Wissens zuerst und zu wiederholten Malen auf dieses wichtige Gesetz aufmerksam machte und es mit Beispielen belegte. Nach ihm ist es von einer grossen Reihe Sprachforschern und Sprachphysiologen des weiteren ausgeführt worden. Dieses Trachten nach Arbeitersparniss und schnellerem Fortschreiten im Redefluss ist es wohl auch wesentlich, welches, abgesehen von manchen anderen Ursachen, die Klangbilder der Worte überhaupt verändert, welches Dialecte schafft und jede lebende Sprache fortdauernd, wenn auch langsam umgestaltet.

I. Von höchstem Interesse sind nun die Berührungen der Verschlusslaute mit den Vocalen, namentlich weil sie zu den wunderlichsten Ansichten Veranlassung gegeben haben. Wir betrachten zunächst den Fall, dass der nicht tönende Verschlusslaut einem Vocal vorausgeht. Da kann sich nun Folgendes ereignen: 1) Der Verschluss löst sich verhältnissmässig langsam; während dieser Zeit entweicht die Luft durch die sich allmählich vergrössernde Enge, beispielsweise durch die Lippen, wenn dieselben nicht schnell auseinanderfliegen, sondern sich zu langsam von einander entfernen. Es erklingt also nach dem P ein unbestimmtes „unentwickeltes" (v. Raumer) bilabiales F, also das dem P entsprechende Reibungsgeräusch, wir hören die Affricata[1] zu F. 2) Der Verschluss wird rasch gelöst, es existirt die für das Reibungsgeräusch nöthige Enge nur einen Moment, die entsprechende Affricata kann nicht gebildet werden, sondern da hier wie im ersten Fall die Stimme immer noch nicht eingesetzt hat, entweicht die Luft zwischen den Stimmbändern, die behufs der Stimmbildung auf einander zufliegen. Wir hören also, da die Luft durch die verengte (besser die sich verengende) Stimmritze hindurchtreibt, ein H, der betreffende Verschlusslaut ist aspirirt. 3) Wie man sieht, muss Derjenige, welcher die Verschlusslaute aspirirt sprechen will, schon gewandtere und schnellere Muskelbewegungen ausführen als der erste, bei dem sich der Verschluss langsam löst und der es deshalb nur zu Affricaten bringt. Die grösste Schnelligkeit in der Articulation bekundet aber schliesslich der, dessen Stimme auch schon in dem Moment einsetzt, in welchem der Verschluss eben gesprengt ist, den betreffenden Verschlusslaut also nicht aspirirt ausspricht, wie dies die slavischen Völker häufiger, wir seltener thun.[2]

Ein sehr anschauliches Bild von der Schnelligkeit, mit welcher behufs Bildung der geschilderten Laute, die Lippen sich auseinanderbewegen, giebt die graphische Methode. Man klemme sich ein kleines längs gespaltenes Rohrstück (spanisches Rohr), dessen eines Ende man passend zugespitzt und zurecht gebogen hat, an seine Unterlippe und spreche, während das Hölzchen die Bewegungen der Lippen auf einen berussten, sich drehenden Cylinder aufschreibt, die Silben pfa, pha, pa. Im ersten Falle sinkt die Curve ganz allmählich, in den beiden letzten dagegen jäh. —

Dies sind, so weit ich sehe, die drei Möglichkeiten der Aussprache, welche bei einer anlautenden, von einem Vocal gefolgten Tenuis vorliegen, und die, wie ich sie hier entwickelt habe, nicht blos bei den einzelnen Individuen, sondern auch im Leben der Sprache vielfach in der

---

1 Der sehr passende Name Affricaten für derartige Laute wurde von Rumpelt eingeführt.

2 Siehe Kräuter, Ztschr. f. vergl. Sprachforschung XXI. S. 30. Berlin 1873 und diese Arbeit S. 211.

oder jener Richtung sich vollzogen haben und noch vollziehen. Indem dann das eine oder andere Element der Affricata in den Vordergrund tritt, entstehen entweder die reinen (resp. aspirirten) Verschlusslaute oder die entsprechenden Reibungslaute. So wird das Pferd der Schriftsprache in unserer Umgangssprache zum Ferd oder im plattdeutschen zum Pird, so wurde aus Tabernum, Zabern und Savern etc. Und dieser Lautwandel[1] vollzieht sich natürlich um so eher und leichter, je weniger die Unterdrückung des einen oder anderen Elementes in der Affricata das Klangbild des gesammten Wortes schädigt.

Indem dann schliesslich noch die Stärke, mit welcher die Verschlüsse gesprengt werden, eine wechselnde ist und bald die Tenuis, bald die Media, sei sie tönend oder nicht tönend, eintritt, vollzieht sich, wie es scheint, in bestimmter Reihenfolge eine Aenderung der verschiedenen Laute, auf deren Gesetzlichkeit zuerst J. GRIMM hingewiesen (das GRIMM'sche Gesetz). —

Es ist hier noch der Ort kurz derjenigen Laute zu gedenken, welche die Grammatiker vielfach als Aspiraten bezeichnet haben, nämlich der griechischen Laute φ, χ, ϑ. Die Ursache, warum man jene Laute Aspiraten nennt, liegt darin, dass der von uns dargestellte Affricationsprocess vielfach als Aspiration bezeichnet wird, indem auf den Verschlusslaut der ihm entsprechende Hauchlaut folge; demnach betrachtete man das φ, welches die Griechen sicher bilabial bildeten, als den zum π gehörigen Hauch, das χ als den zu κ, das ϑ als den zu τ; und in diesem Sinne nannte man φ, χ, ϑ Aspiraten. Ausserdem sind sie mit dem Hauchlaut katexochen, dem H, insofern verwandt, als sie wie dieses dadurch entstehen, dass die aus der Luftröhre strömende Luft bestimmte Engen passirt und hierdurch alle jene Laute (H, Ch, S, F) erzeugt.

Anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn die tönenden Verschlusslaute (B, D, G) sich mit Vocalen verbinden. Die einfachste und bei uns durchweg eingeführte Aussprache besteht darin, dass eben einfach die Stimme weiter tönt, so wie sie schon kurze Zeit vor der Sprengung des Verschlusses (Blählaut) und während desselben tönte. Von Aspiration ist also hier keine Rede; sie wäre auch im höchsten Masse unnatürlich und störend für den Fluss der Rede. Nichtsdestoweniger kommen sogenannte Medialaspiraten im Sanskrit vor, über deren Aussprache die Gelehrten uneinig sind.[2]

II. Wenn den Vocalen der Verschlusslaut nicht vorausgeht, sondern folgt, so liegen die Verhältnisse einfacher. Indem wir den Verschluss bilden und dadurch den Vocal abschneiden, wird der

---

1 Siehe das classische Werk von MAX MÜLLER, Vorlesungen über die Wissenschaft der Sprache S. 152. Leipzig 1866, sowie A. SCHLEICHER, Die deutsche Sprache S. 97. Stuttgart 1879 und W. SCHERER, Zur Geschichte der deutschen Sprache S. 96. Berlin 1878. A. SCHLEICHER, Die Darwin'sche Theorie und die Sprachwissenschaft. Weimar 1863.

2 Siehe BRÜCKE, Sitzungsber. d. Wiener Acad., phil.-hist. Cl. XXI. S. 219, SIEVERS, Grundzüge S. 93 und RUMPELT, System etc. S. 138.

Verschlusslaut gewöhnlich ausreichend charakterisirt und das um so mehr, je energischer der Verschluss gebildet oder gar, wie in der Mehrzahl der Fälle, sofort wieder durchbrochen wird (siehe S. 210).

## III. Berührung der Geräuschlaute unter sich.

Auch bei ihnen findet das Gesetz von der geringsten Arbeit seine Anwendung, falls diese verringerte Arbeit nicht zu ganz fremdartigen Klangbildern führt.

Am leichtesten sind daher die Geräuschlaute zu verbinden, die an denselben oder nahe gelegenen Stellen des Mundraumes gebildet werden, z. B. mp, mf, st, nd, nk u. s. w. oder überhaupt solche, deren Ueberführung in einander mit keinen bedeutenden Mühen verbunden ist. Dergleichen Doppelconsonanten erhalten dann wohl auch nur ein Schriftzeichen (z = ts, x = ks, q = kw, ψ = ps u. s. w.).

Sollen Consonanten mit einander vereinigt werden, deren Articulationsstellen weit von einander entfernt liegen oder die sich sonst schwer vereinigen lassen, so ereignet es sich nicht selten, dass um der leichteren Articulation willen selbst das Klangbild geopfert und der Laut, wenn auch nur wenig für unser Ohr verändert wird.

Soll beispielsweise ein K mit einem N verbunden werden (wie in Knabe, Knochen), so legen Viele die Zunge vorn an den Gaumen an, wie dies zur Bildung des N erforderlich, und bilden kein normales K, sondern einen ihm sehr ähnlichen Laut, indem sie mit Kraft den Gaumensegelverschluss sprengen: Beides Actionen, die dem folgenden N zugute kommen.

Hierher gehört ferner die Beeinflussung eines Consonanten, der am Ende einer Sylbe steht, durch den nächstfolgenden, welcher die nächste Sylbe beginnt. Die beiden Consonanten werden dann um so eher gleichartig gemacht, je enger ihre Verbindung in der Sprache sein muss (z. B. λέγω — λεκτός, scribo — scriptum, leben — lept, regen — rekt, wenn wir auch lebt und regt schreiben). Ja diese Ausgleichung trat im Indischen regelmässig und bei dem „feinhörigen Notker[1]" selbst zwischen verschiedenen Wörtern auf.

---

1 Siehe Rumpelt, Das natürliche System etc. S. 122.

# II. Die Vereinigung der Sprachlaute zu Sylben und Wörtern.

## Der Sylbenaccent.

Sievers[1] definirt die Sylbe als eine Lautmasse, welche mit einem selbstständigen, einheitlichen, ununterbrochenen Exspirationshub hervorgebracht wird. Einheitlich, ununterbrochen nennen wir aber einen Exspirationshub nur dann, wenn weder die Stimmbänder noch auch die Mundtheile den Abfluss der Exspirationsluft irgendwie beträchtlich hemmen oder überhaupt verändern. Jeder Kehlkopfsverschluss oder jede Kehlkopfsöffnung, die dem Stimmklange ein Ende macht, sowie jede hochgradige Veränderung der articulirenden Organe des Mundes, die ebenfalls den gleichmässigen Abfluss der Exspirationsluft in hohem Grade modificiren, treten als Sylben scheidende Elemente auf.

Sagen wir beispielsweise a, a oder aha, so erhalten wir zweisylbige Lautverbindungen, weil durch Verschluss, beziehungsweise geringe Erweiterung der Stimmritze die Einheitlichkeit des Exspirationsstromes aufgehoben wird. Bilden wir andererseits die Lautverbindungen ade oder asa, so sind auch sie zweisylbig, weil jetzt durch den Verschluss der Zunge gegen den Gaumen (bei d) oder durch eine erhebliche Engenbildung (bei s) der gleichmässige Abfluss der Stimme unterbrochen wird. — Sagen wir dagegen al oder au, so bezeichnen wir diese Lautverbindungen als einsylbig, weil, wie uns das Gefühl lehrt, hier das Einheitliche der Exspiration nicht leidet, indem einmal das l und das u nur eine sehr kurze Zeit in Anspruch nehmen und ausserdem gegenüber dem a bedeutend an Intensität zurückstehen. Sie werden also faktisch noch in dieselbe Exspirationsbewegung mit hineingenommen, die ja so wie so gegen ihr Ende hin an Intensität abnimmt. — Es ist zu bemerken, dass die grammatikalische Eintheilung in Sylben mit der eben genannten vielfach nicht zusammenfällt; wir theilen beispielsweise ab „hert-sig, stürt-sen“, die Grammatik „her-zig, stür-zen“ u. s. w. —

Damit die Laute wirklich als Einheit wahrgenommen werden, müssen, sobald die Sylbe aus mehreren Lauten besteht, diese alle sich einem einzigen unterordnen; dieser ist dann der Sonant, die anderen die Consonanten der Sylbe. — Aus alledem geht hervor, dass wesentlich die Vocale als Träger des Stimmklanges auftreten, und dies um so mehr, je schallärmere Laute sich in ihrer Umgebung befinden;

1 Sievers, siehe S. 112.

ebenso können aber auch andere tönende Laute, namentlich die Liquidae (L, M, N, R) diese Function übernehmen, wenn sie ihrer Umgebung bedeutend an Schallintensität überlegen sind (s. S. 200 u. 203). Ja, der Geräuschlaut S kann als der stärkste seiner Art als wortbildend auftreten.

Die Klangfülle wird aber auf eine Sylbe nie gleichmässig ausgebreitet; nie wird also im ersten Moment der Vocal mit derselben Stärke der Stimme ausgesprochen, wie in irgend einem späteren. Es zeigt sich vielmehr in allen Sprachen, dass jegliche Sylbe nur in einem Momente die grösste Schallintensität besitzt, und dass sie von diesem Augenblicke an schnell oder langsam, gleichmässig oder ungleichmässig an Stärke abnimmt. Die Momente der grössten Schallintensität bezeichnen wir mit dem Namen der „Accente". — Da der Accent jedesmal das Resultat eines stärkeren Ausathmungsdruckes ist, so ist es begreiflich, dass während der Accentuirung nicht blos die Intensität des Stimmtones, sondern gemäss den Gesetzen membranöser Zungenpfeifen auch die Höhe desselben gesteigert wird. Was hier von dem Sylbenaccent gesagt, gilt überhaupt von jedem Accent, auch von dem ganzer Wörter und, wenn man will, ganzer Sätze: Alles, was wir mit besonderem Nachdruck, mit besonderem Accente sprechen wollen, das bringen wir nicht blos mit lauterer, sondern meist auch mit höherer Stimme hervor.

Sievers, dessen Darstellung ich der meinigen zu Grunde lege, unterscheidet folgende Accente:

### 1. *Eingipflige Accente (geschnittene).*

1) Der Acutus: Der Stimmton steigt von dem Anfang des Vocals bis gegen sein Ende und hier auf dem Maximum seiner Höhe angelangt, wird er plötzlich durch den darauf folgenden Consonanten abgeschnitten. Graphisch stellt sich also der Stimmklang solch' einer Silbe in einer aufsteigenden (und da wir von links nach rechts schreiben) von links aufsteigenden Linie dar, die auf ihrem Höhepunkte plötzlich abgebrochen wird: Es ist dies bekanntlich das Zeichen des Acut ´, den wir in folgenden Wörtern sprechen: Rappe, hatte, Kette u. s. w.

2) Der Gravis: Er ist ebenfalls eingipflig. Das Maximum der Schallintensität wird jedoch nicht am Ende der Sylbe, sondern schon früher erreicht und die Sylbe wird abgeschnitten, wenn ihr Schall bereits im Abnehmen begriffen ist. Es hätte somit dieser Accent das Bild eines ^. Man bezeichnet ihn jedoch, den kurzen Zeitraum vor dem Maximum der Schallintensität unberücksichtigt lassend, mit einem einfachen `. Er ruht vorzugsweise auf langen Vocalen und Diphthongen, die nicht bis an ihr Ende mit steigender, sondern mit abnehmender Schallstärke gesprochen werden (Rabe, Auge).

### 2. *Zweigipflige Accente.*

1) Der geschliffene (circumflexus): Der erste derselben, der circumflexus (~) ist in unserer normalen Sprache selten; er findet sich hingegen nach SIEVERS im Lithauischen auf Diphthongen und bei uns in „singenden" Dialekten. Die Sylbe, welche ihn trägt, hat zwei Schallmaxima, ein erstes absolutes und ein zweites relatives, die allmählich in einander übergehen. Sein Bild wäre hiernach ∧∧.

2) Der gestossene: Er gehört streng genommen nicht in die Sylbenaccente, da seine beiden Gipfel durch einen Kehlkopfverschluss von einander getrennt sind, also eigentlich zwei, nicht einer Sylbe zukommen. Sein Bild wäre hiernach ∧ ∧. Er findet sich bei den Letten und Dänen (z. B. in folgenden dänischen Wörtern and, vild, fod, saret die Wunde, gegenüber såret verwundet).

---

# III. Die Bildung von Wörtern und Sätzen.

## Der Wort- und Satzaccent in der gebundenen und ungebundenen Rede.

Wenn sich Sylben zu Wörtern vereinigen, so vollzieht sich ein ähnlicher Vorgang, wie wenn Laute zu Sylben zusammentreten. Hier wie dort ordnen sich gewisse Elemente unter andere unter. Von den Sylben eines Wortes hat daher eine stets den stärksten Accent, den „Hochton", die anderen treten mehr oder weniger zurück, so dass auf sie, wie man sich ausdrückt, entweder gar kein oder nur ein schwächerer Accent, ein solcher zweiter Ordnung fällt. Jenen bezeichnet BRÜCKE[1] passend mit Haupt- (´) diesen mit Nebenaccent (`). Worte wie Bekü´mmernìsse, vá̀terlòs, wùndervòller erläutern dieses Verhältniss.

In letzter Linie erwähnen wir noch den Satzaccent; ihm kommt die Bezeichnung um so weniger zu, als er nicht wie die übrigen Accente einen Höhepunkt, sondern gewissermassen ein Hochplateau darstellt, in welchem grössere und kleinere Erhebungen mit einander abwechseln. Denn im Fluss der Rede schwankt die Tonstärke und Tonhöhe fortwährend hin und her und das, was der Sprechende hervorheben will, das spricht er dauernd lauter und höher, als das ihm unwichtig und nebensächlich Erscheinende.

---

1 BRÜCKE, Die physiologischen Grundlagen der neuhochdeutschen Verskunst. Wien 1871.

Sobald der Sprechende ferner zu einem gewissen Abschluss eines Gedankens gekommen ist, ruht er einen Moment aus und lässt schon kurz vorher mit der Intensität der Stimme nach; er lässt sie ausserdem — oft um eine Quart — sinken. Er hebt sie dagegen, wenn er entweder den Hörer auf den Fortgang des Gedankens aufmerksam machen will oder von diesem selbst die Fortsetzung seiner Rede erbittet, wie in der Frage, in letzterem Falle nicht selten um eine Quint.[1] So liest man im Lehrbuch des Gregorianischen Kirchengesanges von Antony, welches dem „cantus firmus" der katholischen Kirche zu Grunde liegt und weniger ein Gesang nach unseren Begriffen, als die Wiedergabe der gewöhnlichen Rede war,[2] folgendermassen:




Während in der ungebundenen Rede die einzelnen Accente sich regellos über die Klangmasse des Gesprochenen vertheilen, zeigt es sich im Gegentheil in der gebundenen, dass die starken Accente, die sogenannten Arsengipfel, wie sie von Brücke genannt werden, der Zeit nach gleich abständig sind. Sie stellen die Punkte dar, die wie Taktschläge in das Ohr des Hörenden fallen und zwischen sie muss die Masse des weniger tönenden Materials vertheilt werden. Damit dieses zwanglos geschehe, hat man sich vor Allem daran zu erinnern, dass jeder Laut eine gewisse Zeit zu seiner Bildung bedarf, und dass der Regel nach eine Sylbe um so länger ist, je mehr sie Laute in sich einschliesst. Wenn man daher in der Metrik, der Kunst die vom Messen den Namen führt, wirklich misst, wie es in geistvoller Weise Brücke zuerst vermittelst der graphischen Methode (s. S. 200) gethan hat, so ergiebt sich, dass sogenannte kurze (resp. lange) Sylben durchaus nicht gleichwerthig sind, sondern, so wie sie factisch an Länge verschieden, auch für den Vers die allerverschiedenste Bedeutung haben.

Vergleichen wir zum Beispiel die Hexameter:
1) Tragt's zum Gestade hinab, in die lustig bewimpelten Schiffe
2) Geht zum Gestade hinab, in die lustig bewimpelten Schiffe und
3) Tragt's in die Bucht am Gestade des Meeres! Allnächtlich erscheinen
so fühlt Jeder mit Leichtigkeit heraus, dass die Anfänge der drei Hexameter nicht gleich gut und fliessend sind. No. 2 und 3 ist entschieden hierin besser als No. 1, einfach deshalb, weil das T r a g t ' s zu viel Zeit

---

1 Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen S. 393. 1877.
2 Siehe Merkel, Laletik S. 412. Leipzig 1866.

in Anspruch nimmt, um in der gegebenen Zeit bis zum nächsten Arsengipfel noch die beiden Kürzen des Daktylus (zum Ge) zwanglos sprechen zu lassen. Verkürzt man aber die Länge des Daktylus, indem für Tragt's, Geht setzt (No. 2) oder seine Kürzen, indem man zum Ge durch in die ersetzt, so wird der Hexameter bei weitem besser.

# Anhang zum achten Capitel.

## Die künstliche Nachbildung der Laute.

### *Die Sprechmaschinen und der Phonograph.*

Bekanntlich war es der geistvolle Kempelen, dessen technischer Gewandtheit, Geduld und Beobachtungstalent wir eine Sprechmaschine verdanken. Dieselbe leistete, obwohl in gewissen Beziehungen primitiv, doch Vortreffliches und sprach zusammengesetzte Worte und Sätze deutlich und gut aus. Sie ist bekanntlich später von Faber[1] verbessert worden und hat unter dem Namen „Faber'sche Sprechmaschine" vielfach die Reise durch die grösseren Städte Deutschlands gemacht.

Da ich eine genaue Beschreibung, resp. Einsicht in den Bau dieser verbesserten Maschine bisher nicht erlangen konnte, so begnüge ich mich in ganz kurzen Zügen — denjenigen, der sich genauere Belehrung über diese Angelegenheit verschaffen will, auf das unübertreffliche Buch von Kempelen verweisend — eine Beschreibung der Apparate zu geben, die Kempelen für die Nachahmung der Sprachlaute erfunden und angewendet hat.

Als Stimme diente ihm eine aufschlagende Zunge, deren Klang durch untergelegtes Leder milder gemacht war; sie wurde vermittelst eines Blasebalges angeblasen. Für die Vocale verwendete er, wie bereits Seite 171 auseinandergesetzt, entweder zwei halbkuglige Hohlschalen, die durch ein Charnier gegeneinander beweglich waren, oder später (und dann ausschliesslich) einen trichterähnlichen Ansatz aus Gummi. Je nachdem er den Hohlraum des Trichters durch Einführung der Hand verkleinerte, erhielt er E und J, oder durch Vorhalten der hohlen Hand verlängerte und seine Oeffnung verringerte, O und U.

Die Lippenlaute P und B wurden durch rasche Entfernung der den elastischen „Mund" zusammendrückenden Hand erzeugt, nachdem in denselben vorher entweder ohne Stimme (und dann durch einen besonderen kleinen Blasebalg), oder mit Stimme Luft eingepresst war. Das M wurde erhalten, indem er die Stimme nicht zum „Munde", sondern vielmehr zu zwei Nebenöffnungen („der Nase") heraustreten liess, die in eine vereinigt in den hinteren Theil des Mundes einmündeten; das F und V, indem er die Luft durch eine passende Enge trieb, oder sie einfach durch die Fugen der verschiedenen Ansatzstücke, wenn sonst alles geschlossen

---

1 Eine höchst interessante Schilderung der Geschichte dieser Maschine findet sich ausser bei Kempelen im Kadmus von F. H. du Bois-Reymond. S. 129. Berlin 1862.

war, entweichen liess. — T und D bildete er dem P und B ähnlich; das Abziehen der Hand musste nur schneller geschehen und der Wind etwas kräftiger gegeben werden. Das N erschien, wenn die Stimme bei geschlossenem Munde tönte und nur durch eine der genannten Nebenöffnungen entwich. Für das S hatte er sich ein kleines viereckiges Kästchen hergerichtet, durch welches die Luft geblasen wurde. Die hintere Wand desselben hatte in einer Seite einen kleinen Schlitz — durch ihn trat die Luft ein — die vordere an der entgegengesetzten Seite einen ebensolchen — durch ihn trat sie mit einem dem S ähnlichen Geräusche aus. — Die Bildung des Sch war ganz ähnlich, der Hohlraum nur grösser und länger (s. S. 221). K und G kamen in ihrer Bildung der des P und B sehr nahe. H und Ch entstanden durch schwächeren oder stärkeren Druck auf den Blasebalg bei offenem Munde; das L durch Einlegen des Daumens in die Mitte des Mundes, so dass seitlich zwei Oeffnungen blieben; das R durch ein klapperndes Brettchen, welches der Wind in Bewegung setzte.

Alle Sprechmaschinen haben den Uebelstand, dass der Stimmton der Zunge stets ein und dieselbe Höhe behält, und dadurch die Sprache ungemein eintönig macht. Es ist demselben meines Wissens bis jetzt noch nicht abgeholfen worden. —

In der Wiedergabe des Accentes und der wechselnden Höhe des Stimmtones steht unerreichbar da der Phonograph von Edison. Wenn die Walze, welche das Stanniol trägt, mit genau derselben Geschwindigkeit gedreht wird bei der Reproduction der Laute, wie bei deren Production, so werden die Vocalklänge (vielleicht mit Ausnahme des J) sehr gut und das Schwanken der Tonhöhe unübertrefflich nachgebildet. Was aber die Sprechmaschine in gewisser Beziehung voraushat, das ist die Schärfe und Stärke, mit welcher sie Consonanten z. B. S und Sch etc. wiedergiebt, während der Phonograph (wenigstens nach meinen Erfahrungen) in diesem Punkte ziemlich schwach ist, weil ja diese Geräuschlaute die Membran in nicht ausreichend starke Schwingungen versetzen können.

# SPECIELLE BEWEGUNGSLEHRE

VON

PROF. A. FICK IN WÜRZBURG.

# EINLEITUNG.

Die specielle Bewegungslehre müsste — so sollte man meinen — zu den alleranziehendsten biologischen Disciplinen gehören. In der That, sie bietet lauter Probleme dar, die verhältnissmässig leicht in mathematischer Form gelöst werden können, da das Phänomen der Muskelkontraktion in dieser Disciplin selbst nicht erklärt zu werden braucht, sondern als gegebener Erklärungsgrund benutzt wird. Keine andere wissenschaftliche Thätigkeit ist aber wohl so anziehend und befriedigend als die Beantwortung einer bestimmt gestellten Frage in der eleganten Form der Mathematik. Dazu kommt noch, dass kaum eine andere biologische Disciplin reichlicher Gelegenheit bietet, die bewundernswerthe Zweckmässigkeit der organischen Formen so klar zu durchschauen, als gerade die specielle Bewegungslehre, was gewiss auch zu den höchsten Genüssen gehört, welche die Wissenschaften bieten können. Gleichwohl hat diese Disciplin, die nach dem Stande der gegenwärtigen Hülfsmittel heutzutage schon als eine vollendete dastehen könnte, sehr wenig Bearbeiter gefunden. Der Grund dafür liegt wohl hauptsächlich darin dass die specielle Bewegungslehre eine eigenthümliche Mittelstellung zwischen der Physiologie und der beschreibenden Anatomie einnimmt, so dass jede dieser beiden umfassenderen Wissenschaften sie der anderen zuzuschieben Gründe finden kann. So hat sich denn die Forscherthätigkeit der Physiologen in neuerer Zeit fast ganz von dem Gebiete der speciellen Bewegungslehre zurückgezogen und sich mit Vorliebe und wohl auch mit Recht auf die Untersuchung der Grundeigenschaften der funktionirenden Elementartheile wesentlich koncentrirt. Die Vertreter der beschreibenden Anatomie andererseits pflegen schon seit längerer Zeit ihre Forscherthätigkeit überhaupt anderen Gebieten, insbesondere der Entwicklungsgeschichte, der vergleichenden Anatomie und Histologie zuzuwenden. So ist denn die specielle Bewegungslehre von beiden Seiten her sehr kurz gehalten.

Bei dieser zweifelhaften Mittelstellung zwischen Anatomie und Physiologie hat derjenige, welcher die specielle Bewegungslehre als Abschnitt der Physiologie darstellen soll, in weitestem Umfange

freie Hand bezüglich der Auswahl des Stoffes und der Art der Darstellung. Nur die Erörterung gewisser Bewegungsvorgänge pflegt in den Darstellungen der gesammten Physiologie nie zu fehlen. Mehrere derselben aber, wie die Bewegungen des Brustkorbes und des Augapfels, werden regelmässig bei der Funktion der Organe behandelt, welcher sie dienen. Der speciellen Bewegungslehre fällt daher nur die Beschreibung der Locomotion durch die Extremitäten und die Stimmbildung durch Kehlkopf und Mund zu. Diese beiden Abschnitte dürfen daher auch in diesem Handbuche nicht vermisst werden. Ihnen schicke ich voraus eine Erörterung der allgemeinen Grundsätze, wonach die Arbeit der Muskelkräfte an den Gelenkmechanismen zu beurtheilen ist. Ich werde mich dabei jedoch nicht an die Darstellung anderer Autoren halten.

Aus der Literatur über die specielle Bewegungslehre ragen zwei monumentale Werke hervor: BORELLI's grundlegendes Werk „De motu animalium" und „Die Mechanik der Gehwerkzeuge" von den Gebrüdern WEBER. Ihnen schliesst sich aus neuerer Zeit noch an: DUCHENNE's „Physiologie des mouvements", ein Werk, das zwar mit den beiden genannten an bahnbrechendem Gedankeninhalt nicht zu vergleichen ist, dem aber die Gründlichkeit der Untersuchung und Vollständigkeit der Darstellung einen Platz unter den klassischen Werken dieses Gebietes sichert. Gleichwohl dürfte es heutzutage nicht geeignet sein, sich in der Darstellung der allgemeinen Grundsätze diesen Werken unmittelbar anzuschliessen. Was BORELLI betrifft, so kann von einem engeren Anschlusse schon darum nicht die Rede sein, weil zu seiner Zeit die Principien der Mechanik noch so wenig entwickelt waren, dass er viele Sätze der Muskelmechanik nur sehr schwerfällig darstellen und beweisen konnte, die man mit den gegenwärtigen Hülfsmitteln spielend beweist. In den andern genannten und manchen unerwähnt gebliebenen Schriften, wo es mehr auf Detailuntersuchung abgesehen ist, sind zwischen ihnen die allgemeinen Grundsätze theils versteckt, theils nur stillschweigend vorausgesetzt. Ich habe es daher vorgezogen, diese allgemeinen Grundsätze als unmittelbare Folgerungen der allgemeinsten mechanischen Principien hinzustellen. Von den Anwendungen auf einzelne Probleme, wie sie sich zahlreich in den schönen neueren Arbeiten von AEBY, ALBERT, HAUGHTON, HENKE, LANGER, MEYER und Anderen finden, habe ich im Ganzen abgesehen. Nur einige wenige besondere Anwendungen habe ich als erläuternde Beispiele aufgenommen, und zwar nur solche, die wegen ihrer präcisen numerischen Form kurz tabellarisch gegeben werden konnten.

# ALLGEMEINER THEIL.

## ERSTES CAPITEL.

## Lehnsätze aus der allgemeinen Muskelphysiologie.

In dem Abschnitte über allgemeine Muskelphysiologie ist die fundamentale Eigenschaft der Muskelfaser erörtert, welche darin besteht, dass durch verschiedene — Reize genannte — äussere Einflüsse in derselben ein gewisser Process, der sogenannte Erregungsprocess, entsteht. Er hat seinen nächsten sichtbaren Ausdruck darin, dass die Spannung der Muskelfaser über den Werth steigt, der ihr bis dahin zukam. Es wird also zwischen der Spannung des Muskels und der Gegenkraft, welche ihr bis dahin Gleichgewicht hielt, ein solches nicht mehr bestehen können, vielmehr wird nunmehr die Spannung des Muskels diese Gegenkraft überwinden, der Muskel wird sich zusammenziehen. Man kann dies auch so ausdrücken: Durch den Erregungsprocess verwandelt sich der Muskel in einen elastischen Strang von kleinerer natürlicher Länge, als welche ihm im ruhenden Zustande zukam. Indem nun die Zusammenziehung des gereizten Muskels wirklich zu Stande kommt, leisten die elastischen Kräfte desselben Arbeit im Sinne der Mechanik, denn der eine frei gedachte Endpunkt des Muskels, welcher den Angriffspunkt der elastischen Kraft bildet, wird im Sinne dieser Kraft gegen den fest gedachten andern Endpunkt des Muskels verrückt.

Wenn man die Dehnungskurve des erregten Muskels kennt, kann man die Grösse der Arbeit, welche die elastischen Kräfte bei irgend einer gegebenen Zusammenziehung leisten, von vornherein berechnen. Sei z. B. $a_e b_e$ (Fig. 1) die Dehnungskurve des erregten Muskels, d. h. bei der Länge, die durch eine der senkrechten Ordinaten zwischen $AB$ und $a_e b_e$ gemessen wird, übe der erregte Muskel eine Spannung von so viel Grammen aus, als die am Anfangspunkt dieser Ordinate

angeschriebene Zahl angiebt, also beispielsweise bei der Länge *fg* 300 grm. Zieht sich also jetzt der Muskel von der Länge *fg* bis zur Länge *de* zusammen, so kommen dabei alle Werthe der Spannung zwischen 300 grm. und 50 grm. zur Wirksamkeit und zwar jeder für eine unendlich kleine, vom freien Endpunkte des Muskels zurückgelegte Wegstrecke; die Summe dieser unendlich kleinen Wegstrecken ist aber $he = ip$ und man hat daher in dem trapezoidischen Flächenraume *pegi* ein Maass für die von den elastischen Kräften bei der gedachten Zusammenziehung geleistete Arbeit. Da die Linie *ig* 300, die Linie *pe* 50 grm. repräsentirt und $he = 21$ mm. ist, so beträgt der numerische Werth der Arbeit etwas weniger als $\frac{300 + 50}{2} \times 21$,

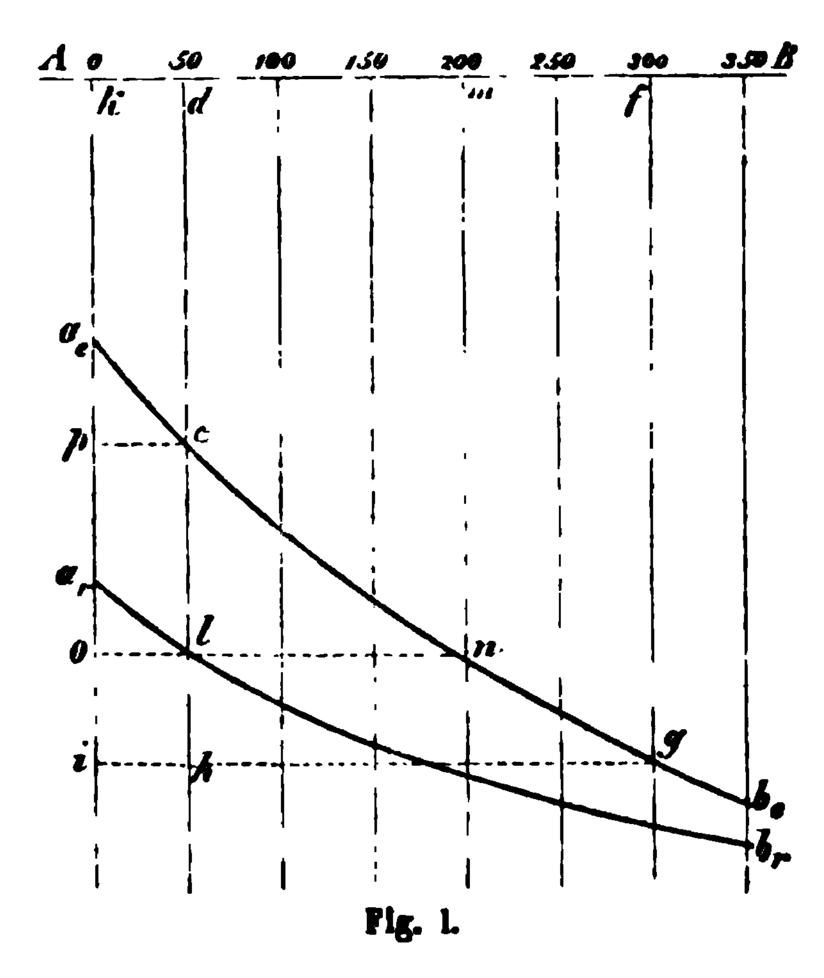


Fig. 1.

d. h. etwas weniger 3675 Grammillimeter. Diese Zahl selbst würde genau das Maass der Arbeit sein, wenn die Linie *eg* ganz gerade wäre. Wäre dem erregten Muskel gestattet, sich von der Länge *fg* bis zu völliger Entspannung, d. h. bis zur Länge $ka_e$ zusammenzuziehen, so würde die Arbeit der elastischen Kräfte gemessen werden durch den dreieckigen Flächenraum $a_e igh$ (etwa 4200 Grammillimeter).

Das definirte Maass für die von den elastischen Kräften geleistete Arbeit kommt aber bei einer Muskelzusammenziehung nur dann zur Wirksamkeit, wenn der Erregungszustand sich vollständig entwickelt hat, noch ehe eine merkliche Verkürzung vom Anfangszustande aus hat stattfinden können. In wirklichen Fällen ist dies sehr häufig ausgeschlossen und dann berechnet sich der Werth der zur Wirkung kommenden Arbeit elastischer Kräfte möglicherweise bedeutend kleiner. Um dies klar einzusehen, wollen wir uns folgenden Vorgang an dem Muskel vorstellen, dessen Dehnungskurven in beiden Zuständen durch Fig. 1 dargestellt sind. Die Dehnungskurve des ruhenden Muskels sei $a_r l b_r$, die des erregten wie vorhin $a_e engb_e$. Der ruhende Muskel sei durch eine Kraft von 50 grm., also zur Länge *dl* gedehnt. Doch sei die Kraft ausgeübt von einem Agens, das so gut wie masselos ist. Jetzt werde der Muskel gereizt. Entstände auf Reiz der erregte Zustand momentan, so würde momentan die Spannung von 200 grm. entstehen, welche dem vollständig erregten

Muskel bei der Länge $mn = dl$ zukommt. Selbstverständlich ist aber die Entstehung dieser Spannung ein stetiger Akt, der eine endliche, wenn auch noch so kurze Zeit erfordert. Es wird also im ersten Augenblicke nach der Reizung die Spannung nur ein ganz klein wenig über 50 grm. steigen. Dadurch ist aber das Gleichgewicht mit der Gegenkraft schon aufgehoben. Wenn keine erhebliche Masse in Bewegung zu setzen ist und die Gegenkraft konstant = 50 grm. bleibt, wird also die Zusammenziehung beginnen und bis zu der Länge gehen, wo für dieses Stadium der Erregung die Spannung 50 grm. ist. Nun entwickelt sich ein zweites Stadium der Erregung, in welchem für die erreichte Länge die Spannung wieder etwas über 50 grm. beträgt, damit aber tritt auch sofort wieder eine entsprechende Verkürzung ein, bis mit vollständiger Entwickelung des Erregungszustandes die Länge $de$ bei der immer merklich gleich gebliebenen Spannung von 50 grm. erreicht ist. Die elastischen Kräfte haben also hier im Ganzen nur eine Arbeit geleistet, welche dem rechteckig begrenzten Flächenraum $pole = le \times pe = 14$ mm. $\times$ 50 grm. oder 700 Grammillimetern gleich ist und nicht gleich $peno$ (= 1750). Dieses Minimum der Arbeitsleistung (der WEBER'schen Berechnung entsprechend) tritt nur dann ein, wenn der Endpunkt dem geringsten Spannungsüberschusse folgen kann, ohne dass eine neue Gegenkraft oder die Trägheit einer Masse Widerstand leistet. Die Spannung bleibt eben dann konstant auf ihrem anfänglichen Werthe und die ganze Zusammenziehung erfolgt in der Zeit, während sich der Erregungszustand entwickelt und ist mit der vollständigen Entwickelung desselben gerade beendet.

Die positive Arbeit der vom erregten Muskel bei seiner Zusammenziehung entwickelten elastischen Kräfte kann nun wie jede andere Arbeit zweierlei mechanischen Effekt nach aussen hervorbringen, entweder negative Arbeit entgegenwirkender Kräfte — Ueberwindung von Widerständen — oder Beschleunigung von Massen. Soll wenigstens die Möglichkeit theoretisch gegeben sein, dass die ganze bei einer vollständigen Zusammenziehung von einer gewissen Anfangslänge (z. B. $fg$) verfügbare Arbeit ($a_e ig$) zu einem äusseren mechanischen Effekt verwandt wird, dann muss, wie schon oben bemerkt, dafür gesorgt sein, dass vor Beginn der Verkürzung der Erregungszustand zur vollen Entwickelung kommt. Man muss also, nachdem der ruhende Muskel zu der erforderlichen Länge gedehnt ist, das Ende festhalten, bis die Erregung vollständig entwickelt ist und dann erst freilassen. Soll jetzt der Effekt ganz in Ueberwindung von Gegenkräften (negativer Arbeit) bestehen, so muss man dafür sorgen, dass

diese Gegenkraft nach Maassgabe der Zusammenziehung abnimmt. Im obigen Beispiel müsste sie z. B. im ersten Augenblicke des Freilassens 300 grm. betragen, dann sofort kleiner werden und z. B. in dem Augenblicke, wo der Muskel die Länge *mn* erreicht hat, = 200 grm. sein und so fort, bis sie Null werden müsste, wenn der Muskel auf die Länge $da_{\prime}$ gekommen ist. Durch gewisse Maschinerieen wäre dies erreichbar, wenn man die Dehnungskurve des Muskels zum Voraus kennte und die Maschinerie danach einrichtete. Es giebt auch im menschlichen Körper viele Fälle, wo die Zusammenziehung von Muskeln mit abnehmender Gegenkraft verläuft. Ganz genau kann man aber in Wirklichkeit nie die Bedingungen zu dem gedachten Vorgange erfüllen und es ist daher auch noch nicht ausgemacht, ob die aus der Dehnungskurve zu berechnende Arbeitsgrösse jemals ganz zur Hervorbringung mechanischer Effekte nach aussen wirksam werden kann.

Es giebt noch eine andere Art, die Muskelzusammenziehung stattfinden zu lassen, bei der theoretisch betrachtet ebenfalls die ganze verfügbare Arbeit mechanischen Effekt hervorbringen sollte. Man dehnt wieder den ruhenden Muskel zu der bestimmten Anfangslänge, verknüpft sein freies Ende mit einer theilweise äquilibrirten Masse, so dass die ganze Gegenkraft nur unbedeutend ist. Während der Reizung wird das Ende festgehalten und nach voller Entwickelung der Erregung losgelassen. Da jetzt die Spannung bedeutend grösser ist als die Gegenkraft, so wird die Arbeit der elastischen Kräfte zum grossen Theil zur Beschleunigung der Masse verwendet und sie kommen unter geeigneten Bedingungen hier auch ganz zur Verwendung, da vermöge der Bewegung der mit dem Muskel verknüpften Masse demselben gestattet wird, sich bis zur vollständigen Entspannung zu verkürzen. Das System wird schliesslich vermöge der erlangten Endgeschwindigkeit auch nach vollendeter Zusammenziehung noch weiter gehen, bis die negative Arbeit des Ueberschusses der Last die erlangte lebendige Kraft aufgehoben hat. Die Erhebung, welche durch diesen Wurf der Schwerpunkt des ganzen Systemes erleidet mit dem Ueberschusse der Last multiplicirt stellt hier den mechanischen Effekt dar, und sollte der ganzen aus der Dehnungskurve zu berechnenden Arbeit gleich sein. Bei derartigen Versuchen kann man sich von der Dehnungskurve eine hinlänglich genaue Kenntniss verschaffen, um eine Vergleichung zwischen der theoretisch zu erwartenden und der wirklich erzielten mechanischen Leistung auszuführen. In meinen Versuchen dieser Art betrug die letztere nie mehr als die Hälfte der ersteren. Es geht hieraus hervor, dass von den wirklich schon ent-

wickelten elastischen Spannkräften des Muskels wenigstens bei schneller Zusammenziehung immer ein grosser Theil zur Ueberwindung innerer Reibungswiderstände verbraucht wird.

Es ist nun die Aufgabe des hier vorliegenden Abschnittes der Physiologie, zu untersuchen, wie im lebenden Menschen die Arbeit der elastischen Kräfte der Muskeln zu mechanischen Leistungen verwandt werde. Die zu überwindenden Gegenkräfte mit Einschluss der Trägheit zu beschleunigender Massen greifen, wie die elastischen Kräfte der Muskeln selbst an den miteinander beweglich verbundenen Knochen des Skelettes an; denn die Fälle, wo der Muskelkraft hydrostatische Druckkräfte von Flüssigkeiten entgegenwirken, werden in anderen Abschnitten der Physiologie behandelt. Es ist also unsere nächste Aufgabe, die Beschaffenheit der Knochenverbindungen, durch welche der Muskelarbeit ihre besondere Richtung an jeder Stelle vorgezeichnet wird, zu untersuchen.

---

## ZWEITES CAPITEL.

# Die Knochenverbindungen.

### I. Bau der Knochen.

Die Knochen sind den im normalen Lebensverlaufe auf sie wirkenden Kräften gegenüber im Allgemeinen als absolut starre Körper zu betrachten. Nur in einigen besonderen Ausnahmefällen erleiden die Knochen unter dem Einflusse dieser Kräfte unbedeutende Gestaltveränderungen, z. B. die Rippen. Es ist sehr merkwürdig, dass die Knochensubstanz zur Bildung der einzelnen Knochen mit äusserst zweckmässiger Sparsamkeit verwendet ist. Wenn nämlich auf einen starren Körper mehrere Kräfte wirken, die sich mittelst seiner Starrheit Gleichgewicht halten, so entstehen in dem Körper längs gewisser Kurvensysteme Spannungen und Pressungen, und zwar ist die Intensität dieser inneren Molekularkräfte, durch deren Vermittelung sich eben die äusseren Kräfte Gleichgewicht halten, längs mancher dieser Kurven gross, längs anderer klein. An den Stellen nun, wo nur ganz unmerkliche Spannungen und Pressungen zu Stande kommen würden, ist offenbar die Anwesenheit von starrer Masse für die Festigkeit ganz überflüssig, und es kann also ein theilweise hohler Körper unter Umständen in gewissen Richtungen auf ihn wirkenden äusseren

Kräften gerade so viel Widerstand leisten, als ein ganz massiver von derselben Oberfläche eingeschlossener und darum viel schwererer. Merkwürdigerweise ist erst vor wenigen Jahren von H. Meyer entdeckt worden, dass die Anordnung der Knochenlamellen in den grösseren Knochen ganz diesen Anforderungen der theoretischen Mechanik an möglichst grosse Festigkeit bei möglichst geringer Masse entspricht. Bei einem langen, starren Körper, dessen Festigkeit besonders in der Längenrichtung in Anspruch genommen wird, sei es durch Zug-, sei es durch Druckkräfte, entwickeln sich die stärksten Spannungen und Pressungen in der Nähe der äusseren Oberfläche. Dies zeigt sich in der schon längst bekannten Thatsache, dass eine Röhre beinahe ebenso viel tragen kann wie ein solider Stab von gleichen Abmessungen aus demselben Material. Auch dem Zerknicken leistet eine Röhre fast denselben Widerstand wie ein solider Stab. Dem entspricht der Bau der langgestreckten Knochen im ganzen Skelette, welche bekanntlich in der Mitte röhrenförmig gebildet sind. In den angeschwollenen Gelenkenden aber ist das ganze Innere von Knochenlamellen durchzogen, während die äussere Schicht dichter Knochensubstanz hier sehr dünn ist. Es zeigt aber die mechanische Zergliederung auch wirklich, dass an den Enden eines langen Stabes die Kurven starker Spannung und Pressung nicht bloss in der Nähe der Oberfläche verlaufen. Gerade in diesen Gelenkenden hat aber Meyer näher nachgewiesen, dass die Anordnung der Knochenlamellen eine bis dahin gar nicht bemerkte Regelmässigkeit zeigt, welche sich mit überraschender Genauigkeit den Kurvenzügen anschliesst, nach welchen sich die am häufigsten auf diese Knochen wirkenden äusseren spannenden und pressenden Kräfte ins Innere fortpflanzen. Am ausgebildetsten ist diese Regelmässigkeit der Anordnung in den Knochen der unteren Extremität. Dies ist leicht zu begreifen, da gerade auf diese Knochen, welche hauptsächlich zur Unterstützung der Körperlast dienen, fast immer dieselben Kräfte an denselben Angriffspunkten wirken, während auf die Knochen des Armes bald diese, bald jene Kraft wirkt.

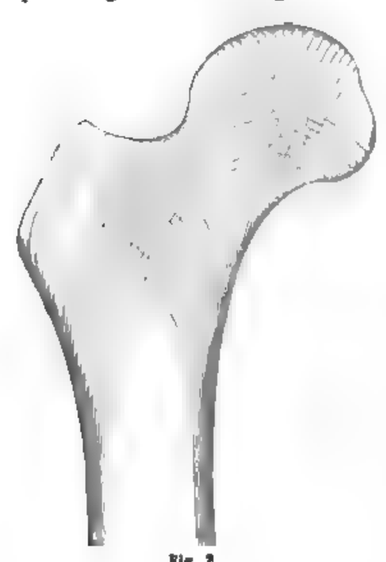


Fig. 2.

Als Beispiel der regelmässigen Anordnung der Knochenlamellen in einem Gelenkende mag eine schematische Darstellung vom oberen Ende des Oberschenkels hier Platz finden, wie sie Meyer giebt. (Siehe Fig. 2.) Man sieht hier gewissermaassen vor Augen, wie sich der Druck der Körperlast vom Schenkelkopf aus in den Knochen hinein fortpflanzt und ebenso längs welcher Bahnen der Zug der am Trochanter angesetzten Muskeln in den Knochen eindringt. Ein tieferes Eingehen in diesen an sich von verschiedenen Gesichtspunkten aus sehr interessanten Gegenstand kann hier unterbleiben, da wir in unseren weiteren Entwickelungen doch keine Gelegenheit haben werden, darauf zurückzukommen. Bezüglich der Gestaltung der Lamellen in den verschiedenen Knochen muss daher auf die Originalabhandlung Meyer's[1] verwiesen werden, wo eine genaue Erörterung einer grossen Anzahl gegeben ist.

## II. Knochenverbindung durch Synchondrose.

Die Verbindungen der Knochen können wir vom mechanischen Gesichtspunkte aus eintheilen in solche, welche den beiden verbundenen Knochen eine bestimmte gegenseitige Gleichgewichtslage vorschreiben, und solche, welche das nicht thun. Bei der ersten Art der Verbindung kehren also die beiden verbundenen Knochen stets in jene bestimmte gegenseitige Lage zurück, sowie die fremden Kräfte, welche sie etwa in andere Lage gebracht hatten, aufhören zu wirken. Bei der andern Verbindungsweise giebt es allemal eine mehr oder weniger ausgedehnte stetige Reihe von Lagen, in deren jeder die Knochen liegen bleiben, wenn die Kräfte aufhören zu wirken, welche sie in dieselbe gebracht haben.

Diese Eintheilung der Knochenverbindungen nach mechanischem Gesichtspunkte deckt sich beinahe, wenn auch nicht vollständig, mit der Eintheilung nach dem anatomischen Bau in Synchondrosen und Gelenke. Alle Synchondrosen oder Symphysen nämlich gehören zu der ersten Klasse von Verbindungen mit fester Gleichgewichtslage, es gehören aber nicht alle Gelenke zur zweiten. Unter einer Synchondrose versteht man bekanntlich die Verbindung zweier Knochen durch Verklebung mittels einer Faserknorpelschicht. Die einzigen Synchondrosen, welche für uns hier in Betracht kommen, sind die der Wirbelkörper, da sie allein Bewegungen durch Muskelkräfte zulassen.

---

1 H. Meyer, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 615.

Dass zwei durch Synchondrose verbundene Knochen eine feste Gleichgewichtslage besitzen müssen, ist ohne Weiteres klar, da der elastischen Zwischenscheibe eine bestimmte Gleichgewichtsfigur zukommt, welche ihren eigenen Endflächen, die zugleich die Endflächen der verklebten Knochen sind, bestimmte Lagen anweist. Aus der Gleichgewichtslage heraus können nun die Knochen in jeder geometrisch überhaupt denkbaren Weise bewegt werden, da der elastische Zwischenknorpel jede beliebige Gestaltänderung gestattet. Er kann gleichmässig gedehnt oder zusammengedrückt werden, wobei die Knochen einander so genähert oder von einander entfernt werden würden, dass ihre Punkte parallele Bahnen beschrieben. Der Knorpel kann auf der einen Seite gedehnt, auf der andern zusammengedrückt werden, dabei würde der eine Knochen, wenn der andere fest gedacht wird, eine Drehung um eine im Knorpel liegende Axe erleiden, welche jede beliebige, der Hauptflächenerstreckung des Knorpels parallele Richtung haben könnte. Endlich kann der Knorpel um eine zu seiner Flächenerstreckung senkrechte Axe auch torquirt werden, wobei der beweglich gedachte Knochen eine Drehung um eben diese Axe erfährt, endlich können die aufgezählten Bewegungsmöglichkeiten beliebig kombinirt werden, so dass keine geometrisch denkbare Art der Lageveränderung des beweglich gedachten Knochens vollständig durch die Verbindung ausgeschlossen ist. Alle Lageveränderungen können aber nur in sehr kleinem Betrage ausgeführt werden, da die Elasticitätsgrenzen des Knorpels schon bei sehr geringfügigen Gestaltveränderungen überschritten sein werden und also das gewaltsame Hervorbringen grösserer Lageveränderungen eine bleibende Schädigung des Apparates nach sich zieht, die nicht in den Bereich unserer Betrachtung fällt. Bei Gestaltveränderungen innerhalb der Elasticitätsgrenze der Knorpelschicht werden natürlich elastische Gegenkräfte wach gerufen, welche um so grösser sind, je weiter die Gestaltveränderung geht. Der unter allen Umständen sehr kleine Bewegungsumfang eines durch Synchondrose an einen zweiten fest gedachten gebundenen Knochens wird demnach abhängig sein von der Grösse der Kraft, welche darauf wirkt. Gleiche Kräfte vorausgesetzt, wird aber unter den vorhin aufgezählten Bewegungsarten die eine weiter gehen können als die andere, insbesondere sind jedesfalls die parallele Annäherung oder Entfernung äusserst beschränkt, etwas weniger die Torsion; am umfangreichsten ist die Dehnung um eine zur Dickenrichtung der Zwischenschicht senkrechte Axe. Auf die Wirbelsäule, als das einzige hier interessirende Beispiel angewandt folgt hieraus, dass ihre Bewegung im

Ganzen hauptsächlich nur in Biegungen nach den verschiedenen Richtungen bestehen kann. Die Torsion ist nur in sehr geringem Maasse ausführbar und so gut wie ganz dürfte die Zusammendrückbarkeit und Dehnbarkeit der Länge nach fehlen. Von selbst versteht sich endlich noch, dass gleiche Kräfte vorausgesetzt der Bewegungsumfang einer Synchondrose nach jeder Richtung um so grösser ist, je dicker die Zwischenknorpelschicht ist und je kleiner ihre anderen Abmessungen sind.

## III. Anatomisches Wesen der Gelenkverbindung.

Nach einem ganz anderen Plane sind die „Gelenke“ gebildet. Die verbundenen Knochen kehren einander glatte freie Flächen zu. Eine solche Gelenkfläche ist die Oberfläche einer das Gelenkende des Knochens überziehenden Knorpelschicht. Vom Rande der einen Gelenkfläche springt an den Rand der andern ein aus Bindegewebe gebildeter Schlauch, die sogenannte Kapselmembran, über, welche somit beide Knochen verknüpft. Dieser Schlauch schliesst demnach mit den beiden Gelenkflächen zusammen eine Höhle, die „Gelenkhöhle“, vollständig ein, welche mit einer zähen Flüssigkeit, der Gelenkschmiere, gefüllt ist. Ausserhalb der Kapsel springen regelmässig noch Faserzüge sehniges Bindegewebes von dem einen Knochen zum andern über, die sogenannten Ligamenta accessoria. Ihre Befestigungspunkte an den verbundenen Knochen liegen oft weiter vom Rande der Gelenkfläche entfernt als die Befestigung der Kapsel. Das Schema der Gelenkeinrichtung ist in Fig. 3 zu sehen, der Binnenraum der Gelenkkapsel ist punktirt, *k*, *k* stellt die Kapselmembran dar und *a a* die Ligamenta accessoria.

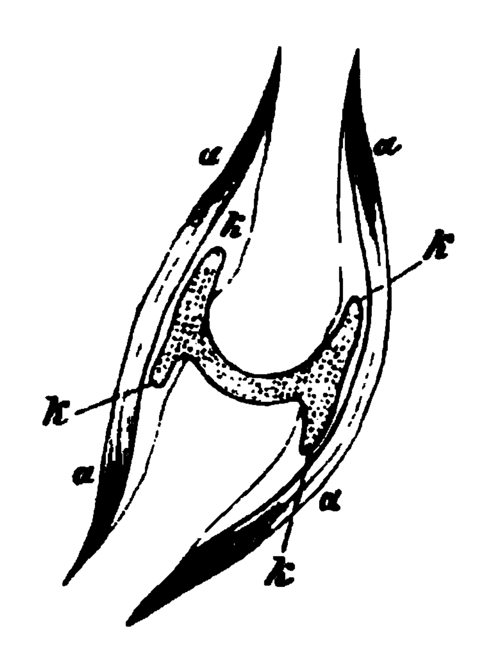


Fig. 3.

Sind bei einem Gelenke die Ligamenta accessoria ringsum sehr straff und stark, so wird natürlich dem Gelenke eine bestimmte Gleichgewichtslage zukommen, denn die geringste Verschiebung nach der einen Seite wird die Bänder auf der andern Seite schon etwas dehnen und elastische Gegenkräfte in ihnen wachrufen, welche den verschobenen Knochen zurückführen, wenn die verschiebende Kraft aufhört zu wirken. Es wird auch nach irgend einer Seite nur soweit eine Verrückung des einen Knochens möglich sein, als es die Dehnbarkeit der Bänder auf der entgegengesetzten Seite zulässt, und die ganze Bewegung

wird sich somit auf ein ganz unbedeutendes Wackeln nach allen Richtungen beschränken, ähnlich wie es bei einer Symphysenverbindung möglich ist. Diese Art von Gelenken wird also mit den Symphysen zusammen jene erste Gattung von Knochenverbindungen ausmachen, von deren Mechanismus hier keine weitere Zergliederung zu geben ist. Gelenke dieser Art, die in der Anatomie unter dem Namen Amphiarthrosen beschrieben werden, kommen vielfach im Körper vor, es gehören dahin beispielsweise die Gelenke zwischen den 3 mittleren Mittelhandknochen und der Handwurzel. In den Darstellungen der beschreibenden Anatomie werden übrigens oft noch manche andere Gelenke als Amphiarthrosen bezeichnet, die zwar einen kleinen Bewegungsumfang, aber doch einen ganz bestimmten Mechanismus haben, und die wir vom mechanischen Gesichtspunkte aus zu der anderen Gattung zählen müssen.

Von den durch die vorstehende Betrachtung ausgeschiedenen Fällen abgesehen können von zwei in einem Gelenke verbundenen Knochen alle diejenigen Stellungen eingenommen werden, welche geometrisch möglich sind, ohne dass der von der Kapsel eingeschlossene Raum verändert wird. Dieser Raum ist nämlich mit einer inkompressibeln Flüssigkeit erfüllt, deren Volum unveränderlich ist. Freilich könnte der Raum vergrössert werden, wobei dann neben der Flüssigkeit noch leerer Raum vorhanden wäre, doch wollen wir von diesem vielleicht in Wirklichkeit vorkommenden Falle einstweilen absehen. Wenn bei einer der geometrisch möglichen Lageänderungen die Kapsel und etwa vorhandene Gelenkbänder keine Dehnungen, sondern höchstens Entfaltungen erfahren, so werden dadurch auch keine nennenswerthen elastischen Kräfte wach gerufen, welche die Knochen in eine ursprüngliche Lage zurückführen, wenn die äusseren, die Lage ändernden Kräfte aufhören zu wirken.

---

# DRITTES CAPITEL.

# Bewegungsmodus und Bewegungsumfang der Gelenke.

## I. Allgemeines Princip.

Bei den grösseren für die Mechanik besonderes Interesse bietenden Gelenken des menschlichen Körpers ist das in Fig. 3 dargestellte Schema so verwirklicht, dass bei einer gewissen Stellung die eine Gelenkfläche sich mit einem ziemlich grossen Theile der andern in vollständiger Deckung befindet und die Gelenkkapsel legt sich ringsum — wonöthig gefaltet — überall aufs Engste den Knochen an, so dass der Binnenraum der Gelenkhöhle merklich gleich Null ist. Der oben ausgesprochene Grundsatz der Gelenkmechanik drückt sich dann so aus: Es sind nur solche und innerhalb gewisser Grenzen alle solche Stellungen der beiden Knochen möglich, bei denen der Binnenraum der Gelenkhöhle gleich Null ist. Dies kann aber offenbar nur dann stattfinden, wenn eben in allen Stellungen die eine Fläche mit einem Stücke der andern in Deckung ist. Sollen also die verschiedenen Stellungen durch stetige Fortbewegung des einen Knochens erzeugt werden, so kann diese Bewegung nur eine solche sein, bei welcher die eine Fläche auf der andern gleitet, ohne dass die Deckung jemals aufhörte. Hieraus folgt sofort, dass zu Gelenkflächen nur Flächen von ganz bestimmter geometrischer Natur verwendbar sind, nämlich von solcher Beschaffenheit, dass ein Stück derselben auf ihrem Ebenbilde oder Abdrucke in stetiger Bewegung schleifen oder gleiten kann, ohne dass an irgend einer Stelle ein Klaffen eintritt.

Es giebt nur eine einzige Gattung von Flächen, welche der soeben ausgesprochenen Forderung genügen, nämlich die Schraubenflächen. Eine Schraubenfläche wird in der Vorstellung folgendermaassen erzeugt: Man denke sich eine beliebige ebene Kurve und eine gerade Linie in der Ebene derselben. Man denke sich nun die Ebene um diese Linie als Axe gedreht und zugleich diese Linie, mit welcher die Ebene fest verbunden zu denken ist, in ihrer Richtung verschoben, so dass zwischen dem Drehungswinkel und der Verschiebungsstrecke beständig dasselbe Verhältniss besteht, dann beschreibt die Kurve eine Schraubenfläche.

Bei der gewöhnlichen Schraubenspindel mit scharfer Kante ist

die erzeugende Kurve die Zusammenstellung der beiden Schenkel eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Grundlinie als Axe dient.

Nimmt man von einer Schraubenfläche ein Stück und macht von einem Theile desselben einen Abdruck, so kann man diesen auf dem ersteren hin- und herschieben, ohne dass irgendwo ein Klaffen eintritt, wenn die Bewegung in derselben Weise geschieht, wie bei Erzeugung der Schraubenfläche, d. h. wenn die Bewegung sich aus Drehung um die Axe und aus Verschiebung längs der Axe in bestimmtem Verhältniss zusammensetzt. Die Strecke, um welche die Schraubenfläche bei dieser Bewegung längs der Axe fortschreitet, während eine volle Umdrehung vollendet wird, heisst die Ganghöhe der Schraube.

Da, wie gesagt, keine andere Gattung von Flächen existirt, welche der an Gelenkflächen zu stellenden Anforderung genügt, so müssen alle Gelenkflächen, zwischen denen eine umfangreiche Schleifbewegung möglich sein soll, Schraubenflächen sein, und die Bewegung im Gelenke kann nur eine schraubende sein, d. h. bestehen in Drehung um eine Axe und gleichzeitiges Fortschreiten längs dieser Axe.

Man sieht leicht, dass unter den Schraubenflächen eine Art besonders ausgezeichnet sein muss. Bei der Erzeugung einer Schraubenfläche kann nämlich das Verhältniss zwischen der Drehung und der Fortschreitung jedes beliebige sein, also kann auch die Fortschreitung gegen die Drehung verschwindend klein oder vollständig gleich Null sein, dann wird die Ganghöhe der Schraube unmerklich klein oder absolut Null. Diese besondere Art der Schraubenflächen nennt man „Rotationsflächen“. Die schleifende Bewegung eines Stückes einer solchen Fläche auf ihrem ruhend gedachten Ebenbilde oder Abdruck reducirt sich natürlich auf die blosse Drehung um eine Axe ohne Fortschreitung längs derselben.

Ein Gelenk, dessen beide maassgebende Flächen Abschnitte von solchen Rotationsflächen sind, wird ein Charniergelenk oder Ginglymus genannt.

Schraubengelenke und Charniergelenke haben das Eigenthümliche, dass bei der Bewegung in ihnen jeder Punkt des beweglich gedachten Knochens eine ganz bestimmte Kurve beschreibt und zwar beim Schraubengelenke eine Schraubenlinie, beim Charniergelenke einen Kreis. Ist also ein Punkt des beweglich gedachten Knochens durch eine Bewegung von einem Orte an einen anderen gebracht, so kann er zum Ausgangsorte nur zurückkommen, indem er genau dieselbe Bahn im umgekehrten Sinne durchläuft. Im Ginglymus wäre der Fall freilich geometrisch denkbar, dass der Punkt durch Vollen-

den eines ganzen Umlaufes zum ersten Orte zurückkehrte, dies ist aber aus anderen Gründen in keinem Gelenke wirklich ausführbar. Wegen dieser Eigenschaft der Schraubengelenke und Charniergelenke die jedem Punkte des beweglich gedachten Knochens eine bestimmte Bahn vorschreibt, kann man sie passend mit einem von REULEAUX in die Kinematik eingeführten Ausdrucke als „zwangläufige" Vorrichtungen bezeichnen.

Unter allen denkbaren Rotationsflächen nimmt eine, nämlich die Kugelfläche, eine ganz besondere bevorzugte Stellung ein. Dieselbe Kugelfläche wird nämlich erzeugt durch Drehung eines Kreises um jeden beliebigen seiner Durchmesser als Axe. Ein Stück einer Kugelfläche bleibt daher mit seinem ruhend gedachten Ebenbilde in Deckung oder schleift auf seinem Abdrucke nicht bloss bei Drehung um eine bestimmte Gerade, sondern bei Drehung um jeden beliebigen Durchmesser der Kugel als Axe. Man kann natürlich auch die verschiedenen Durchmesser der Kugel bei einer stetigen Bewegung abwechselnd die Rolle der Axe spielen lassen, namentlich auch in der Art, dass in stetigem Wechsel andere Durchmesser Axen werden und jeder nur für eine unendlich kleine Drehung die Rolle der Axe spielt. Ist ein Gelenk durch Zusammenstossen zweier Kugelstücke gebildet, so nennt man es eine Arthrodie. Die Beweglichkeit in einer solchen muss nach den soeben in Erinnerung gebrachten Eigenschaften der Kugelfläche ganz besondere Eigenthümlichkeiten darbieten. Vor allem ist ersichtlich, dass ein solches Gelenk nicht zwangläufig ist. Ein Punkt des beweglich gedachten Knochens kann nämlich von einem Ort zu einem andern nicht bloss auf einem einzigen, sondern auf verschiedenen Wegen gelangen. Jeder Punkt des beweglich gedachten Knochens ist nämlich nur gezwungen, auf einer zur Gelenkkugel koncentrischen Kugelfläche zu verbleiben, kann aber auf ihr jede beliebige Bahn beschreiben und mithin auf einem ganz andern Wege zu seinem Ausgangsorte zurückkommen, als auf welchem er ihn verlassen hat.

## II. Bewegungsmodus der Arthrodie.

Für das Verständniss der möglichen Bewegungen in einem arthrodischen Gelenke, zu welchen auch die Bewegungen des Augapfels gehören, ist es von Wichtigkeit, einige geometrische Sätze über diese Art der Bewegung im Sinne zu haben, welche hier eingeschaltet werden sollen. Vor Allem ist hervorzuheben, dass die in Rede stehende Bewegung auch dadurch charakterisirt werden kann, dass ein

Punkt des beweglich gedachten Körpers an seinem Orte im absoluten Raume verbleiben muss und dass nur dieser an seinem Orte zu verbleiben braucht. Man nennt ihn beim arthrodischen Gelenke gemeiniglich den Drehpunkt. Es ist gut zu bemerken, dass dieser Punkt nicht gerade nothwendig innerhalb der Grenzen des beweglich gedachten Körpers liegen muss. Wenn wir z. B. die Bewegungen des Schultergelenkes betrachten und das Schulterblatt beweglich, den Oberarm im absoluten Raume fest denken, so liegt der Drehpunkt nicht innerhalb der Grenzen des beweglichen Körpers, aber er kann und muss doch mit ihm in unveränderlicher Verbindung gedacht werden.

Wenn das beweglich gedachte Punktsystem aus einer ersten Lage in eine zweite auf irgend einem Wege übergeführt ist, so dass ein Punkt seinen Ort im absoluten Raume behauptet hat, so giebt es allemal eine gerade Linie in dem System, welche in der zweiten Stellung desselben wieder dieselbe Lage im absoluten Raume hat wie bei der ersten. Es kann also das Punktsystem aus der ersten in die zweite Lage auch gebracht werden durch einfache Drehung um eine

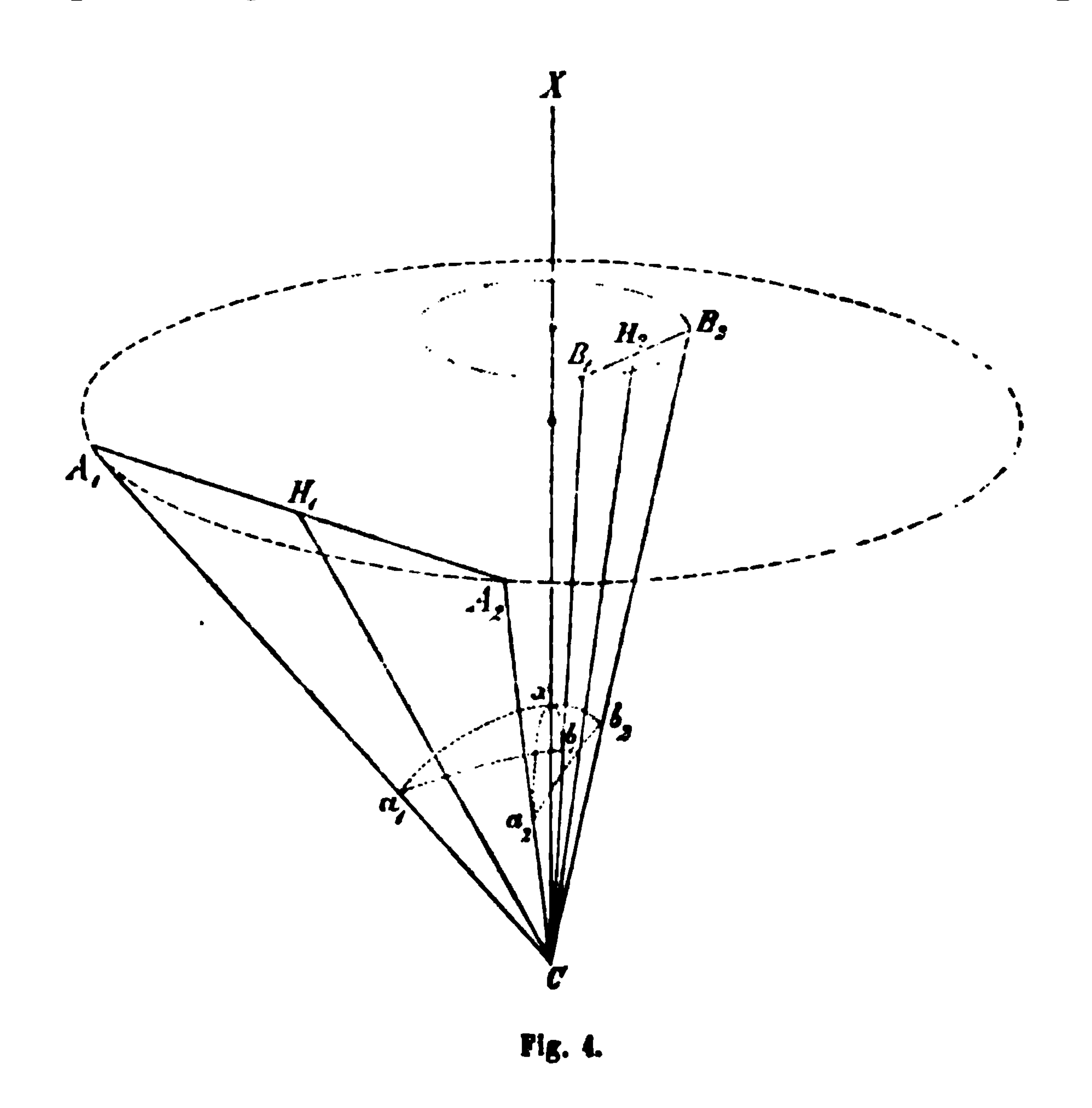



Fig. 4.

gewisse durch den festbleibenden Punkt gehende Gerade. Um diesen Satz zu beweisen bemerken wir zuerst, dass jede Lage des Systems bestimmt ist durch die Lage von zwei Punkten desselben, von

denen keiner mit dem festbleibenden Drehpunkt zusammenfällt. Es seien nun $A_1$ und $B_1$ die Orte zweier beliebiger Punkte des Systems in ihrer ersten Lage und $A_2 B_2$ die Orte derselben Punkte in der zweiten Lage, endlich $C$ der Drehpunkt. Es ist also der Abstand $A_1 C = A_2 C$, ebenso $B_1 C = B_2 C$, sowie auch $A_1 B_1 = A_2 B_2$. Wir halbiren nun den Winkel $A_1 C A_2$ durch die Gerade $CH_1$ und den Winkel $B_1 C B_2$ durch die Gerade $CH_2$. Längs $CH_1$ errichten wir auf der Ebene $A_1 C A_2$ eine zu ihr senkrechte Ebene, ebenso längs $CH_2$ eine zu $B_1 C B_2$ senkrechte Ebene, die Durchschnittlinie $CX$ dieser beiden Ebenen ist die Axe, durch Drehung um welche das System aus der ersten in die zweite Lage gebracht werden kann. Erstens ist nämlich leicht zu sehen, dass durch irgend eine Drehung um die Axe $CX$ die Linie $CA_1$ in die Lage $CA_2$, also $A_1$ nach $A_2$ kommen muss, da $CX$ durch $C$ geht und einer Ebene angehört, zu der $CA_1$ und $CA_2$ symmetrisch liegen. Aus demselben Grunde kann durch eine bestimmte Drehung um $CX$ $CB_1$ nach $CB_2$ kommen. Um aber einzusehen, dass d i e s e l b e bestimmte Drehung um $CX$ den Punkt $B_1$ nach $B_2$ bringt, welche $A_1$ nach $A_2$ versetzt, muss noch bewiesen werden, dass die Ebenen $[CX, CB_1]$ und $[CX, CB_2]$ denselben Winkel miteinander bilden wie die Ebenen $[CX, CA_1]$ und $[CX, CA_2]$. Dies beweist sich aber leicht aus der Congruenz zweier sphärischer Dreiecke. Die Seiten des einen sind die Winkel $XCA_1$, $XCB_1$ und $A_1 C B_1$ (in Fig. 4 angedeutet durch die punktirten Bögelchen $x a_1$, $x b_1$ und $a_1 b_1$), die Seiten des andern sind die Winkel $XCA_2$, $XCB_2$ und $A_2 C B_2$ (angedeutet in der Figur durch $x a_2$, $x b_2$ und $a_2 b_2$). Die letzteren drei Winkel sind aber den drei ersteren der Reihe nach gleich und zwar ist $XCA_1 = XCA_2$ und $XCB_1 = XCB_2$ zufolge der Kontraktion der Linie $CX$. $A_1 C B_1$ aber ist gleich $A_2 C B_2$, weil das Punktsystem als unveränderlich vorausgesetzt ist, die drei Punkte $A_1$, $C$ und $B_1$ also nach der Drehung noch dieselbe Lage gegeneinander einnehmen wie vorher. Da hiernach die zwei körperlichen Dreiecke, deren Kanten $CA_1$, $CX$, $CB_1$ und $CA_2$, $CX$, $CB_2$ sind, kongruent sein müssen, so ist auch der Winkel zwischen den Ebenen $A_1 CX$ und $XCB_1$ gleich dem Winkel zwischen $A_2 CX$ und $XCB_2$. Zieht man nun von jedem dieser Winkel ab den Winkel zwischen den Ebenen $A_2 CX$ und $XCB_1$, so zeigt sich, dass die Reste, nämlich der Winkel zwischen den Ebenen $A_1 CX$ und $A_2 CX$ einerseits und der Winkel zwischen $B_1 CX$ und $B_2 CX$ einander gleich sein müssen. Wird also eine Drehung vom Betrage dieses Winkels um die Linie $CX$ als Axe vorgenommen, so kommt $A_1$ nach $A_2$ und gleichzeitig $B_1$ nach $B_2$, also

das ganze System aus der ersten Lage in die zweite ganz willkürlich angenommene, was zu beweisen war.

Um eine durch den Drehpunkt gehende Gerade kann natürlich der Körper zweierlei Drehungen ausführen, bei denen allerdings jeder Punkt dieselben Orte durchläuft, aber in entgegengesetzter Reihenfolge. Damit nun mit der Richtung der Axe zugleich der Sinn der Drehung um dieselbe gegeben werden könne, hat man folgende Verabredung getroffen. Man giebt als Drehungsaxe nicht die ganze unendliche Gerade, sondern bloss die eine Hälfte vom Drehpunkt ausgehend nach der einen Seite ins Unendliche, und setzt fest, dass um eine solche Halbaxe nur eine Drehung in dem Sinne stattfinden soll, dass ein in dieser Halbaxe mit den Füssen im Drehpunkte stehender Beobachter die Drehung so sehe, wie er die Drehung der Uhrzeiger sieht, wenn er das Zifferblatt vor sich hat. Die Axe für die entgegengesetzte Drehung um dieselbe Richtung ist dann in der That von der ersteren unterscheidbar, denn sie ist die Verlängerung der ersteren über den Drehpunkt hinaus nach der andern Seite.

Es seien jetzt $OA$ und $OB$ (Fig. 5) zwei Drehungshalbaxen im absoluten Raume mit Rücksicht auf die soeben gemachte Festsetzung und der um $O$ drehbare Körper sei zuerst um $OA$ um einen Winkel $2\alpha$ und dann um $OB$ um einen Winkel $2\beta$ gedreht. Dann findet man die Linie des Körpers, welche zuletzt wieder ihre alte Lage im absoluten Raume einnimmt, welche nach dem soeben bewiesenen Satz immer existirt, sehr leicht als Durchschnitt zweier Ebenen. Die eine durch $OA$ gelegt macht mit der Ebene $OA$, $OB$ nach oben den Winkel $\alpha$, die andere durch $OB$ gelegt mit der Ebene $OA$, $OB$ den Winkel $\beta$ ebenfalls nach oben. Die Durchschnittslinie $OD$[1] dieser beiden Ebenen nämlich wird bei der ersten Drehung um $OA$ ebenso tief unter die Ebene des Papieres gebracht, als sie zuerst über derselben lag, und dann bei der Drehung um die Axe $OB$ wird sie wieder um ebensoviel über die Ebene der Zeichnung erhoben.

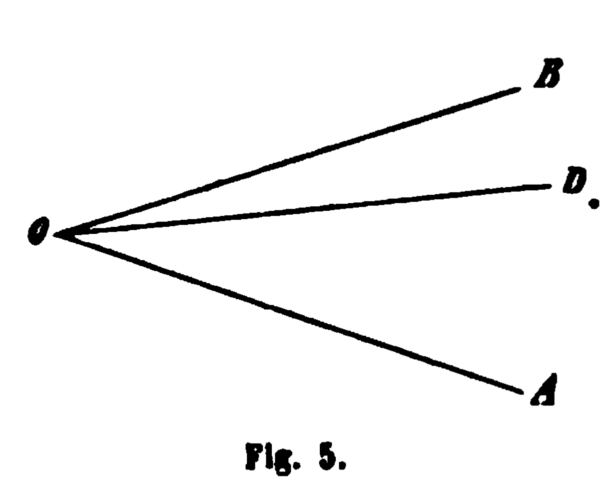


Fig. 5.

In dem körperlichen Dreiecke, dessen Kanten $OA$, $OB$, $OD$ sind, gilt nach einem bekannten Satze der sphärischen Trigonometrie die Gleichung $Sin\ AOD : Sin\ BOD = Sin\ \beta : Sin\ \alpha$. Diese Beziehung, die von der Grösse der halben Drehungswinkel $\alpha$ und $\beta$ ganz unabhängig ist, gilt also offenbar auch noch für unendlich kleine Werthe

---

1 $OD$ ist von $O$ aus über die Ebene der Zeichnung hervorragend zu denken.

dieser Winkel. Für solche fällt aber die Axe $OD$ merklich in die Ebene $AOB$ und ihre Richtung ist dann offenbar diejenige der Diagonale eines Parallelogrammes, dessen anliegende Seiten in die Richtungen $OA$ und $OB$ fallen und deren Längen den Grössen $Sin\ \alpha$ und $Sin\ \beta$ proportional sind. In der That schliesst ja diese Diagonale $OD$ (Fig. 6) mit $OA$ und $OB$ Winkel ein, deren Sinus sich nach dem bekannten Satze der ebenen Trigonometrie verhalten wie die gegenüberliegenden Seiten in dem Dreiecke, in welchem beide Winkel vorkommen, d. h.

$Sin\, AOD : Sin\, BOD = Sin\ \beta : Sin\ \alpha.$

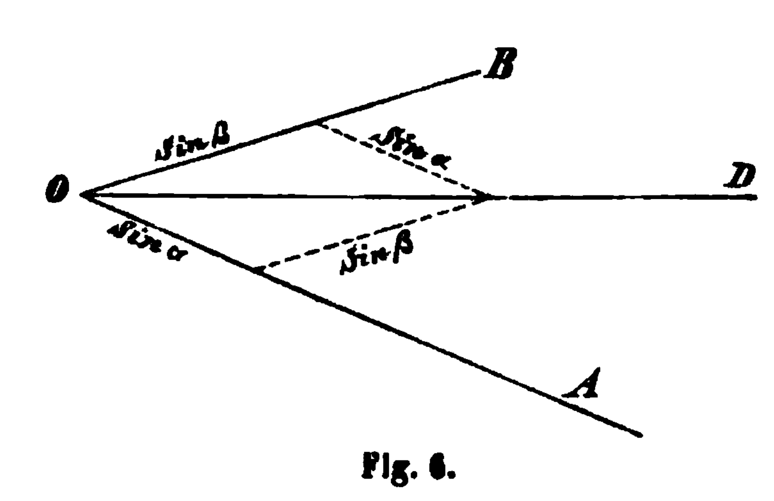


Fig. 6.

Da die Winkel $\alpha$ und $\beta$ aber unendlich klein sind, können ihre Werthe selbst an die Stelle ihrer Sinus treten oder auch die eigentlich als Drehungsbeträge gedachten doppelten Winkel $2\alpha$ und $2\beta$.

Der Sinn der einen Drehung, welche die beiden successiven unendlich kleinen Drehungen um $OA$ und $OB$ ersetzen kann, ist durch die Richtung der Diagonale von $O$ aus schon gegeben, es ist aber leicht, auch den Betrag dieser Drehung zu bestimmen. Wir denken uns zu dem Ende in der Axe $OA$ (Fig. 7) einen Punkt $J$. Er wird bei der Drehung um $OA$ gar keine Lageänderung erleiden, sondern nur bei der Drehung um $B$ senkrecht aus der Ebene $AOB$ heraussteigen und etwa zu dem Punkte $L$ gelangen. Ist $JH$ senkrecht auf $OB$, so ist bei der Kleinheit des Drehungswinkels $2\beta = \frac{JL}{HJ}$. Soll dieselbe Verschiebung von $J$ angesehen werden als eine Drehung um $OD$ als Axe, so muss der Winkelausschlag dieser Drehung, der durch $2\gamma$ bezeichnet sein mag, $= \frac{JL}{JK}$ sein, wenn $JK$ senkrecht auf $OD$ gezogen ist. Ziehen wir jetzt irgendwo eine Linie $MN$ parallel zu $OB$, so gilt für das Dreieck $OMN$ die Gleichung

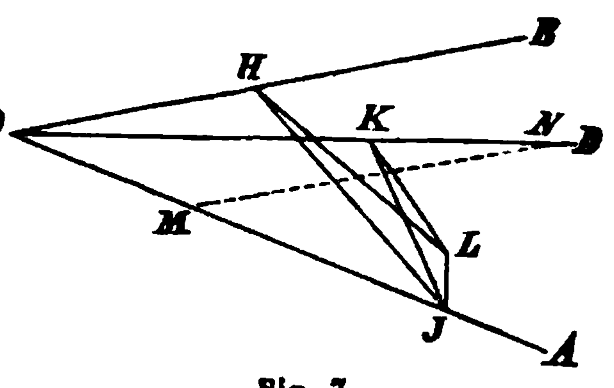


Fig. 7.

$$ON : MN = Sin\ NMO : Sin\ NOM = Sin\ BOA : Sin\ DOA.$$

Andererseits ist

$$JK = OJ . Sin\ DOA \text{ und } JH = OJ . Sin\ BOA,$$

also

$$\frac{2\gamma}{2\beta} = \frac{Sin\ BOA}{Sin\ DOA} = \frac{ON}{MN}.$$

Der Betrag der einen Drehung, welche zwei successive unendlich

kleine Drehungen ersetzt, verhält sich also zu der einen wie die Länge der Diagonale des Parallelogrammes, zur Länge der einen Seite, wenn ein solches konstruirt ist, so, dass auf den Richtungen der beiden Axen Längen abgetragen werden, welche sich, wie die Drehungswinkel zu einander verhalten.

Das Resultat dieser Betrachtung können wir in folgendem Lehrsatze aussprechen: Wenn ein um einen Punkt drehbarer Körper um zwei bestimmte, von dem festen Punkte ausgehende Gerade successive unendlich wenig gedreht wird, so kann man dieselbe Lageänderung hervorbringen durch eine einzige Drehung, deren Axenrichtung und Winkelbetrag gegeben ist durch die Diagonale eines Parallelogrammes, dessen Seiten vom festen Punkte aus abgemessene Strecken der gegebenen Drehungsaxen sind, deren Längen den Beträgen der gegebenen unendlich kleinen Drehungen proportional sind. Man kann diesen Lehrsatz auch so ausdrücken, dass man sagt: Die zwei unendlich kleine Drehungen ersetzende eine Drehung findet sich geradeso wie die Resultirende zweier am selben Punkte angreifender Kräfte, wenn man eine Drehung als eine auf ihrer Axe abgemessene Strecke darstellt, deren Länge dem Drehungswinkel proportional ist.

Mit Hülfe der ausgesprochenen Sätze kann man von einer beliebigen endlich ausgedehnten Bewegung eines um einen Punkt drehbaren Körpers eine sehr klare Anschauung gewinnen. Erstens nämlich ist zu beachten, dass ein unendlich kleines Element einer beliebigen Bewegung des Körpers jedesfalls als unendlich kleine Drehung um eine bestimmte, durch den festen Punkt gehende Linie als Axe angesehen werden kann. Dies geht schon aus dem S. 255 ausgesprochenen Lehrsatz unmittelbar hervor, wonach der Körper aus jeder bestimmten Anfangsstellung in jede bestimmte Endstellung auch durch Drehung um eine bestimmte Axe gebracht werden kann. Ist die Endlage von der Anfangslage aber nur unendlich wenig verschieden, so kann man die ausgesprochene Behauptung auch auf das soeben erwiesene Princip der Zusammensetzung unendlich kleiner Drehungen begründen. Sei nämlich durch die ganz beliebige unendlich kleine Lageänderung der Punkt $A_1$ nach $A_2$ und der Punkt $B_1$ nach $B_2$ gekommen, während der Drehpunkt $O$ an seinem Orte geblieben ist. Diese Lageänderung konnte nun offenbar durch zwei unendlich kleine Drehungen hervorgebracht werden, indem man zuerst den Körper um die Durchschnittslinie der beiden Ebenen $OA_1B_1$ und $OA_2B_2$ soweit drehte, bis die erste mit der zweiten zusammenfällt, und dann um eine zu $OA_2B_2$ in $O$ senkrechte Gerade soweit, bis der Punkt $A_1$ mit $A_2$ und $B_1$ mit $B_2$ zusammenfällt. Diese

beiden unendlich kleinen Drehungen kann man aber nach dem vorhin erwiesenen Satze durch eine unendlich kleine Drehung um eine gewisse Axe ersetzen. Eine aus ganz beliebigen successiven unendlich kleinen Lageänderungen bestehende endliche Lageänderung des Körpers kann demnach aufgefasst und dargestellt werden als eine Reihenfolge unendlich kleiner Drehungen, von denen im Allgemeinen immer die folgende um eine andere Linie des Körpers als Axe geschieht, als die vorhergehende. Die Linie, welche bei einer unendlich kleinen Drehung die Rolle der Axe spielt, nennt man die augenblickliche Drehungsaxe.

Es ist sehr wichtig, zu beachten, dass allemal, wenn beim folgenden elementaren Drehungsakt eine andere Linie des bewegten Körpers die Rolle der augenblicklichen Drehungsaxe übernimmt, diese auch im absoluten Raume eine andere Lage hat und vice versa. In der That rückt ja während des elementaren Drehungsaktes keine andere Linie des bewegten Körpers an die Stelle des absoluten Raumes, welche die augenblickliche Drehungsaxe einnahm, wenn also im folgenden Augenblicke eine andere Linie des Körpers Drehungsaxe sein soll, so muss sie auch eine andere Lage im absoluten Raume haben. Ebenso ist andererseits klar: soll die neue augenblickliche Drehungsaxe eine andere Lage im absoluten Raume haben, so muss es auch eine andere Linie des Körpers sein, denn die Linie des Körpers, welche im vorhergehenden Augenblicke Drehungsaxe war, ist ja eben als solche an ihrer Stelle im absoluten Raume geblieben. Zwei aufeinanderfolgende Lagen der augenblicklichen Drehungsaxe im absoluten Raume schliessen denselben Winkel miteinander ein, welchen die beiden Linien des bewegten Körpers miteinander machen, welche einander in der Rolle der augenblicklichen Drehungsaxe ablösen. In der That sei $OA$ bei der ersten Elementardrehung die augenblickliche Axe und sei $OB$ die Linie des Körpers, welche hernach zur augenblicklichen Drehungsaxe werden soll, in ihrer ursprünglichen Lage vor dem ersten Drehungsakte, dann ist $AOB$ der Winkel, welchen die Linien des Körpers miteinander bilden, welche nacheinander augenblickliche Drehungsaxen werden. $OB$ übernimmt aber diese Rolle nicht in ihrer ursprünglichen Lage sondern nachdem sie durch Drehung um $OA$ an eine andere Stelle des absoluten Raumes, z. B. nach $OB_1$ gekommen ist. $AOB_1$ ist also der Winkel, den die beiden aufeinanderfolgenden Lagen der augenblicklichen Axe im absoluten Raume miteinander bilden, und dieser Winkel ist offenbar gleich $AOB$, da $OB_1$ nur eine neue Lage der Linie $OB$ des bewegten Körpers ist. Man kann den soeben be-

wiesenen Satz auch kurz so ausdrücken: die augenblickliche Drehungsaxe schreitet im bewegten Körper und im absoluten Raume stets mit derselben Winkelgeschwindigkeit fort.

Man kann hiernach jeder endlichen Bewegung eines um einen Punkt drehbaren Körpers zwei Systeme von Linien zuordnen, die alle durch den Drehpunkt gehen und von denen das eine mit dem Körper fest verbunden zu denken, alle diejenigen Linien desselben enthält, welche nacheinander die Rolle der augenblicklichen Drehungsaxe spielen. Das andere System ist im absoluten Raume fest zu denken und besteht aus den aufeinanderfolgenden Lagen der augenblicklichen Drehungsaxe im absoluten Raume. Jedes dieser Liniensysteme bildet eine Kegelfläche. Schneiden wir beide durch eine um den Drehpunkt beschriebene Kugelfläche, so müssen die abgeschnittenen Stücke der Kegelmäntel denselben Flächenraum haben, da bei Ausführung der Bewegung nach der Reihe jede Seite des einen Kegels einmal mit einer Seite des anderen zur Deckung kommt. Man kann sich also die ganze Bewegung vorstellen, indem man die Mantelfläche des mit dem Körper fest verbunden zu denkenden Kegels an der Mantelfläche des im absoluten Raume festen ohne Gleiten abrollt. Bei einer Bewegung, die aus endlichen Drehungen um einzelne Axen, die auch in endlichem Winkelabstand voneinander liegen können, so verwandeln sich die beiden Kegel in zwei Pyramiden mit endlichen Kanten- und Flächenwinkeln.

Der wirkliche Vorgang einer Bewegung eines arthrodisch verbundenen Gliedes durch alle seine Phasen hindurch kann nicht wohl anders vorgestellt werden als auf Grund der vorstehend mitgetheilten, von Poinsot entwickelten Lehren. Gilt es aber bloss die durch eine solche Bewegung hervorgebrachte Lage des Gliedes mit der Anfangslage in Beziehung zu setzen, so kann man sich auch noch auf andere Arten eine deutliche Vorstellung machen. Am einfachsten scheint dies möglich zu sein mit Hülfe des weiter oben bewiesenen Satzes, wonach man jede irgendwie entstandene Lageänderung auch hervorgebracht denken kann durch Drehung um eine bestimmte Axe. Man brauchte also nur die Lage einer Axe und die Grösse eines Drehungswinkels zu geben, um die Beziehung der schliesslichen Lage auf eine bestimmte Anfangslage darzustellen. Nun ist aber die Vorstellung von der Richtung einer Linie im Raume schon einigermassen schwierig festzuhalten und es wird also diese Art der Darstellung keine sehr zweckmässige sein. In der That haben auch die Anatomen schon seit längerer Zeit einer anderen Darstellungsweise den Vorzug gegeben, die freilich meines Wissens nirgend präcis ausgesprochen ist,

die aber stillschweigend bei der auf arthrodische Gelenke bezüglichen Namengebung vorausgesetzt ist. Schon vor Jahren habe ich in meiner medicinischen Physik eine strenge Fassung dessen vorgeschlagen, was den Urhebern der anatomischen Namengebung vorgeschwebt zu haben scheint. Es besteht in Folgendem: Man denkt sich das arthrodisch bewegliche Glied in einer an sich willkürlich zu wählenden, ein für allemal bestimmten Anfangslage. Für Oberarm und Oberschenkel, auf die sich das hier zu sagende vorzugsweise bezieht, würde es sich empfehlen, diejenige Lage als Anfangslage zu wählen, welche die Schwere dem hängenden Gliede bei aufrecht gestelltem Rumpfe anweist. Jetzt denke man sich durch den Drehpunkt drei aufeinander senkrechte Linien, die „Hauptaxen". Ihre Wahl ist wie die der Anfangslage an sich willkürlich, doch empfiehlt sich auch hier eine gewisse Lage besonders. Vor Allem wird man bei der länglichen Gestalt der vorzugsweise in Betracht kommenden beiden Knochen geneigt sein, zur einen Hauptaxe eine Linie zu wählen, in welcher die Längenerstreckung derselben zu messen wäre, etwa die Linie, welche den Drehpunkt mit dem Schwerpunkt des Knochens verbindet. Die beiden andern Hauptaxen liegen alsdann wagrecht und da wird man denn endlich noch die eine zur symmetrisch theilenden Mittelebene des Körpers senkrecht, die andere ihr parallel ziehen. Drehung genau um die Verticalaxe nennt man in der Anatomie „Rotation" schlechthin, Drehung um die sagittale Axe „Ab- oder „Adduction" und Drehung um die frontale Axe „Flexion" oder „Extension", je nach dem Sinne, in welchem sie geschieht. Man kann nun jede Lage des beweglichen Gliedes genau charakterisiren durch drei Winkelgrössen, nämlich folgendergestalt: aus der Anfangslage wird das Glied in die neue Lage gebracht durch successive Flexion (resp. Extension), um den Winkel $\alpha$ Abduktion (resp. Adduktion) um den Winkel $\beta$ und Rotation (nach Aussen oder Innen) um den Winkel $\gamma$. Sollen aber die drei Winkel $\alpha$, $\beta$, $\gamma$ zur Bestimmung der Lage des Gliedes genügen, so sind noch zwei Festsetzungen zu machen, die sich aus dem Sprachgebrauche der Anatomie nicht gerade mit voller Bestimmtheit herausdeuten lassen. Erstens nämlich muss festgesetzt werden, ob man die drei Hauptaxen im absoluten Raume oder in dem beweglich gedachten Gliede fest denken will. Wenn ich den Sprachgebrauch der Anatomen richtig verstehe, so scheint mir demselben besser die Annahme zu entsprechen, dass man die Hauptaxen mit dem Gliede unveränderlich verbunden denkt, wenigstens was die sogenannten Rotationen betrifft, scheint es mir unzweifelhaft, dass die Anatomen unter einer Rotation des flektirten Schenkels lieber eine

Drehung desselben um die neue Lage der Längsrichtung desselben verstehen werden als eine Drehung um die im Becken fest gebliebene Vertikale, bei welcher die Längsrichtung des Schenkels einen Kegel beschreiben würde. Ich möchte daher vorschlagen, die Hauptaxen mit dem beweglich gedachten Gliede unveränderlich verbunden zu denken.

Es muss aber zweitens ein für allemal die Reihenfolge festgestellt sein, in welcher die drei Hauptbewegungen in bestimmtem Betrage auszuführen sind, um die Endlage herbeizuführen, denn wenn man zuerst um $\beta^0$ abducirt, dann um $\alpha^0$ flektirt, so kommt schon das Glied in eine andere Lage, als wenn man zuerst um $\alpha^0$ flektirt und dann um $\beta^0$ abducirt. Hierüber lässt sich nun gar nichts aus dem Sprachgebrauche der Anatomie entnehmen, da dieselbe die von ihr an die Hand gegebenen Vorstellungen noch nie zu exakten Bestimmungen verwendet hat. Ich mache also ganz willkürlich und unmaassgeblich den Vorschlag, die Drehung um die sagittale Axe voranzustellen, dann die um die frontale und zuletzt die um die vertikale folgen zu lassen.

Es ist vielleicht gut, hier besonders vor dem Missverständnisse zu warnen, dass die Darstellung der Lage eines arthrodisch bewegten Knochens durch Drehungen um drei 3 aufeinander senkrechte Axen irgend etwas zu thun hätte mit der später zu erörternden Zerlegung des Momentes eines auf ein solches Gelenk wirkenden Muskels in drei komponirende Momente um die drei Hauptaxen.

Eine andere Art, die Lage eines arthrodisch beweglichen Körpertheiles auf eine willkürlich gewählte Primärlage zu beziehen, ist folgende. Man zeichnet eine Linie des Körpers als Axe besonders aus und denkt sich in der Primärlage die zu ihr durch den Drehpunkt senkrecht gelegte Ebene. Man kann nun offenbar jede mögliche Lage des Körpers hervorbringen, indem man ihn zuerst um eine in der soeben definirten Ebene gelegene Axe dreht und sodann um die vorhin ausgezeichnete Hauptaxe in ihrer durch die erste Drehung erlangten Lage. Bei dieser Lagebestimmung wie bei jeder der andern ist die Kenntniss von drei Winkelgrössen erforderlich und ausreichend, hier erstens der Winkel, welchen die in der zur Hauptaxe senkrechten Ebene gelegene Axe mit einer willkürlich zu wählenden festen Linie bildet zweitens der Winkelausschlag der ersten Drehung um diese Axe und drittens der Winkelausschlag der zweiten Drehung um die Hauptaxe in ihrer neuen Lage.

Die zuletzt beschriebene Art der Definition einer beliebigen Lage des beweglichen Körpers wird bekanntlich häufig gebraucht zur De-

finition der Stellungen des Augapfels, der ja ganz wie in einem arthrodischen Gelenke beweglich ist. Bekanntlich sind die Augenstellungen, welche wir faktisch hervorbringen können, dadurch ausgezeichnet, dass bei ihnen der Winkelausschlag der Drehung um die Hauptaxe (die Sehaxe) die sogenannte Raddrehung immer nahezu gleich Null ist.

## III. Sattelgelenk und Ovalgelenk.

Wie oben hervorgehoben, kann in aller geometrischen Strenge nur von einer Schraubenfläche (einschliesslich Rotationsfläche und Kugelfläche) ein Stück auf seinem ruhend gedachten Ebenbilde gleiten, ohne dass die vollständige Deckung aufhört. Sehr annähernd können dies aber auch kleine Stücke von Flächen anderer Natur in beschränktem Umfange. Da nun bei den Gelenken des menschlichen Körpers überall eine ganz vollkommene Deckung der sich berührenden Flächen nicht erforderlich ist und in Wirklichkeit nicht stattfindet, so ist es denkbar, dass grössere Gelenke mit ansehnlichem Bewegungsumfang gebildet sind durch Zusammenstossen andersartiger Flächen, deren Gestalt einen andern Bewegungsmodus bedingt als den der Schraubenbewegung resp. Drehung um eine Axe oder um einen Punkt. In der That kommen zwei solche Gelenkformen am menschlichen Skelette vor, das Sattelgelenk und das Ovalgelenk.

Die Möglichkeit dieser beiden Arten von Gelenken erhellt aus folgender Betrachtung. Man denke sich einen Kreisbogen *a b* von mässigem Centriwinkel (höchstens etwa 45°). Dreht man ihn um eine in seiner Ebene gelegene Axe *AB*, welche nicht durch seinen Mittelpunkt *c* geht, so entsteht eine Rotationsfläche, welche wesentlich verschiedene Gestalt zeigt je nachdem die Axe auf der konvexen oder auf der konkaven Seite des Bogens liegt. Betrachten wir zunächst den ersten durch Fig. 8 anschaulich gemachten Fall. Die durch volle Umdrehung erzeugte Fläche gleicht dem mittleren Streifen eines einschaligen Rotationshyperboloides. Sticht man aus dieser Fläche ein Stück

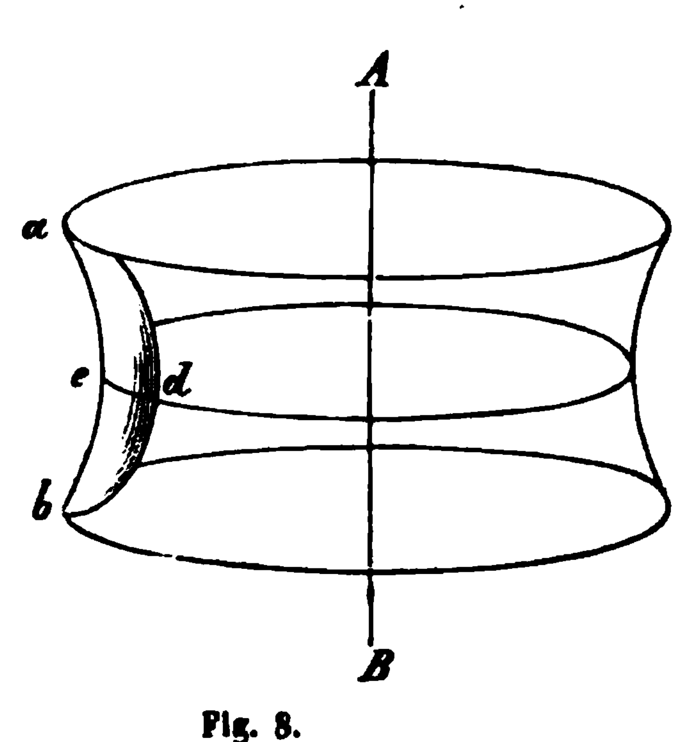


Fig. 8.

heraus durch einen Cylinder, dessen Axe die Gerade *ce* ist, so erhält man ein sattelförmiges Flächenstück. Die vordere Hälfte seiner Umfangslinie würde etwa wie *adb* verlaufen und seine Modellirung ist durch leichte Schattirung in der Figur angedeutet. Die hintere Hälfte der Umfangslinie ist durch das undurchsichtig gedachte Flächenstück verdeckt.

Ein Flächenstück von der beschriebenen Form kann auf seinem ruhend gedachten Ebenbilde in aller geometrischen Strenge schleifen wenn man es dreht um die Axe $AB$, die ja die Axe der Rotationsfläche ist. Es kann aber zweitens auch schleifen, ohne dass ein erhebliches Klaffen eintritt, wenn man es dreht um eine Linie als Axe, welche in dem Punkte *c* senkrecht zur Ebene der Zeichnung steht, und folglich die Axe $AB$ senkrecht überkreuzt. Bei den wirklichen Gelenken, welche nach diesem Schema gebildet sind, hat natürlich keine der beiden einander überkreuzenden Axen einen Vorzug vor der anderen, da absolut geometrisch strenge Deckung der Gelenkflächen im wirklichen Körper überall nicht stattfindet.

Solche sattelförmige Flächenstücke können aber nicht bloss aus einer bestimmten Anfangslage heraus um zwei Axen gedreht werden, ohne dass die Deckung aufhört. Vielmehr kann auch, nachdem um die eine Axe eine Drehung erfolgt ist, um die andere in der neuen Lage, welche sie durch die erste Drehung erlangt hat, wieder eine Drehung erfolgen, ohne dass ein störendes Klaffen eintritt. Es erhält dadurch die ganze Beweglichkeit eines durch ein Sattelgelenk mit einem anderen verbundenen Knochens Aehnlichkeit mit der arthrodischen Beweglichkeit. Es kann nämlich auch hier der beweglich gedachte Knochen, wenn er auf e i n e m Wege aus der Anfangsstellung in eine neue gekommen ist, auf einem a n d e r e n Wege in jene zurückgeführt werden. Der Inbegriff aller möglichen Stellungen des beweglich gedachten Knochens ist also eine mindestens zweifach unendliche Mannigfaltigkeit. Dieser Inbegriff ist aber hier auch eine n u r zweifach unendliche Mannigfaltigkeit, während der Inbegriff aller möglichen Lagen eines arthrodisch beweglichen Knochens eine dreifach unendliche Mannigfaltigkeit ist. Denkt man sich nämlich in dem arthrodisch beweglichen Knochen eine bestimmte, durch den Drehpunkt gehende Gerade, so bildet der Inbegriff ihrer möglichen Lagen offenbar schon eine zweifach unendliche Mannigfaltigkeit. Für jede dieser Lagen giebt es aber noch unendlich viele Stellungen des arthrodisch beweglichen Knochens, die bei Drehung desselben um diese Gerade als Axe durchlaufen werden. Stellt man sich in dem durch ein Sattelgelenk verbundenen beweglich gedachten Knochen

eine bestimmte Gerade vor, etwa diejenige, welche die beiden Axen in der Anfangsstellung senkrecht schneidet, so ist die Mannigfaltigkeit ihrer möglichen Lage im Raume ebenfalls eine zweifach unendliche Mannigfaltigkeit, aber damit ist auch die ganze Mannigfaltigkeit der möglichen Stellungen des Knochens erschöpft, da die Lage dieser Linie die Stellung des im Sattelgelenke beweglichen Knochens vollständig bestimmt, indem um sie in diesem Gelenke keine Drehung ohne Klaffen ausführbar ist.

Einen ganz ähnlichen Bewegungsmechanismus erhält man, wenn man ein verhältnissmässig kleines Stück einer durchaus konvexen Ringfläche nebst seinem konkaven Abdruck zur Bildung des Gelenkes verwendet. Die geeignete Ringfläche erhält man, wenn man wieder einen Kreisbogen *aeb* dreht um eine in seiner Ebene gelegene Gerade als Axe, die nicht durch seinen Mittelpunkt *c* geht, die aber diesmal nicht auf der konvexen, sondern auf der konkaven Seite des Bogens liegt, etwa wie *AB* in Fig. 9. In dieser Figur ist eine perspektivische Zeichnung der ganzen Ringfläche angedeutet und ein um den Punkt *e* herumliegendes, herausgeschnittenes Stück ist durch Schraffirung etwas kräftiger hervorgehoben, *adb* ist der vordere Theil seines Umfanges, der hintere Theil desselben ist als verdeckt unsichtbar. Ein solches Flächenstück gleicht einem Abschnitte eines Rotationsellipsoides, genommen in der Gegend des grössten Kreises. Es kann wie die Sattelfläche auf seinem ruhend gedachten Ebenbilde schleifen bei Drehungen von mässigem Winkelanschlag um zwei Axen, die einander rechtwinkelig überkreuzen, nur dass hier diese beiden Axen auf derselben Seiten der Fläche liegen. In unserer Figur würde *AB* die eine Axe sein die andere wäre ein in *c* auf der Ebene der Zeichnung errichtetes Perpendikel.

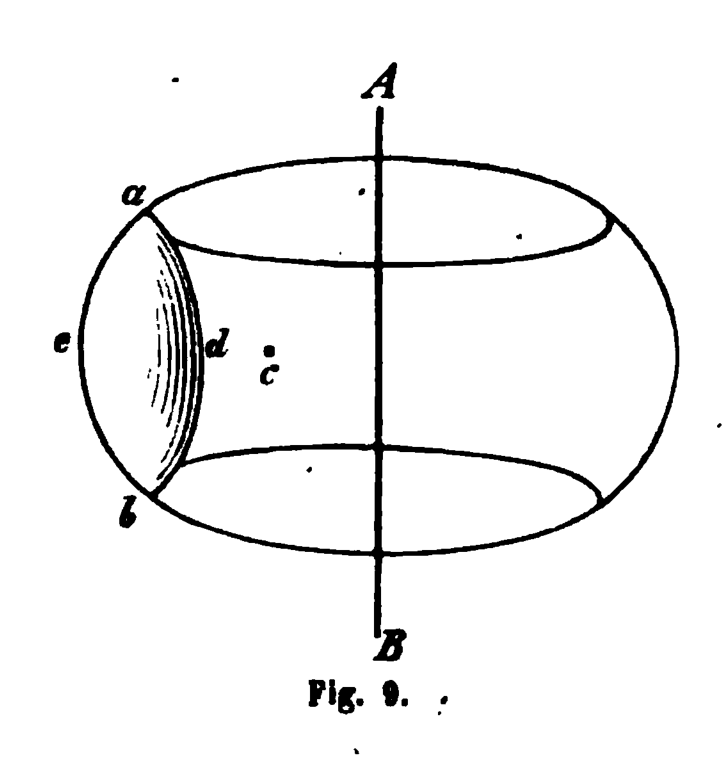


Fig. 9.

---

Ein Gelenk kann auch aus mehreren getrennten Stücken derselben, ihren geometrischen Eigenschaften nach geeigneten Fläche gebildet sein, deren jedes an seinem Abdrucke schleift, wenn die Bewegung nach dem für die Fläche charakteristischen Modus erfolgt sowie ein Thürflügel in den beiden getrennten Angeln sich dreht, welche getrennte Abschnitte derselben Cylinderfläche darstellen.

Bei manchen Gelenken wird der Bewegungsmodus durch biegsame Schaltstücke beeinflusst, die zwischen den Endflächen der verbundenen Knochen gelagert sind. Hierüber lassen sich indessen keine allgemeinen Sätze aufstellen, sondern es muss durch Untersuchung des einzelnen Falles der Bewegungsmodus ermittelt werden.

## IV. Bewegungsumfang der Gelenke.

Der Bewegungsumfang eines Gelenkes oder die Grenzen, innerhalb deren dem Bewegungsmodus gemäss Stellungen stetig aufeinander folgen können, wird bestimmt durch verschiedene Nebenumstände, welche mit der den Bewegungsmodus bedingenden geometrischen Natur der Gelenkflächen in keinem Zusammenhange stehen. Man kann die Umstände, welche der Bewegung Grenzen setzen, füglich die Hemmungen der Gelenke nennen. Es lassen sich sofort zwei Arten von Hemmung unterscheiden, welche wir als absolute und relative Hemmungen passend bezeichnen können. Eine absolute Hemmung des Gelenkes ist gegeben, wenn ein nicht der gleitenden Fläche angehöriger Punkt des beweglich gedachten Knochens bei einer bestimmten Stelle seiner Bahn angelangt, an einen Punkt des fest gedachten Knochens anstösst, wie z. B. der Punkt *a* (Fig. 10) bei Drehung im Sinne des Pfeiles, bald an den Punkt *b* des andern Knochens anstossen würde. In diesem Augenblicke hört die Bewegung des Gelenkes plötzlich auf, da eine Weiterbewegung nach demselben Modus durch die Starrheit der beiden Knochen, die sich weder durchdringen noch zusammendrücken können, absolut verhindert ist. Eine Kraft, welche in einiger Entfernung vom Gelenke auf den beweglichen Knochen wirkend ihn noch weiter zu führen strebt, würde nunmehr ihn um den neuen Berührungspunkt als Hypomochlion zu drehen streben und daher entweder durch die das Gelenk befestigenden Kräfte (Luftdruck und Bandspannungen) im Gleichgewichte gehalten oder sie würde die Gelenkflächen von einander abheben, d. h. das Gelenk verrenken.

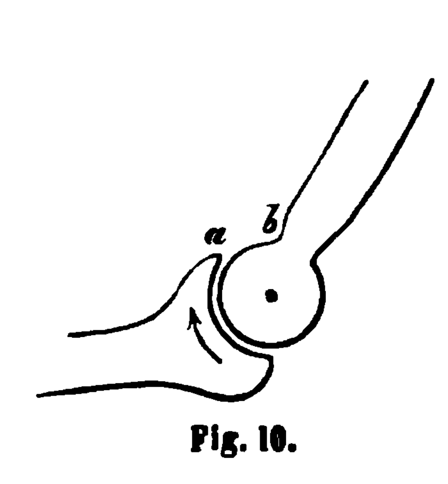


Fig. 10.

Diese absolute Hemmung würde sich natürlich bei jedem Gelenke in irgend einem Punkte jeder beliebigen Bahn einstellen. Bei den meisten ist aber dieser Punkt gar nicht erreichbar, weil schon vorher die zweite Art der Hemmung, die relative, durch Anspannung fibröser Bänder eintritt, welche vom einen Knochen zum andern überspringen. Es sind nämlich meist solche vorhanden, deren Ansatz sich

vom Ursprung entfernt, wenn eine dem Modus gemässe Bewegung im einen Sinne geschieht. In einem gewissen Stadium der Bewegung wird also das vorher etwa in Falten gelegene Band entfaltet sein und nun kann die Bewegung nicht weiter gehen, ohne dass eine Dehnung desselben stattfindet, der sich seine elastischen Kräfte widersetzen. Die Bewegung in dem gedachten Sinne wird also jetzt so weit gehen, bis die elastischen Kräfte des gedehnten Bandes der bewegenden Kraft Gleichgewicht halten. Die Grenze des Bewegungsumfanges wird also in diesem Falle abhängen von der Grösse der die Bewegung bewirkenden Kraft, und wir können darum diese Hemmungsart die relative nennen. Sehr gross wird indessen meistens der Spielraum nicht sein, welchen eine solche relative Hemmung an der Grenze des Bewegungsumfanges gewährt. Die Hemmungsbänder der Gelenke sind nämlich meist kurze Gebilde von sehr geringer Dehnbarkeit oder mit andern Worten von grosser Elasticität. Sind sie bei der betreffenden Bewegung also einmal entfaltet, so wird eine Weiterführung derselben um einen kleinen Betrag schon eine Dehnung des Bandes um einen solchen Bruchtheil der Gesammtlänge erfordern, dass dadurch elastische Kräfte wach gerufen werden, welche auch den grössten an dem Gelenke überhaupt zulässigen bewegenden Kräften Gleichgewicht halten.

Man kann sich die soeben entwickelten Sätze recht gut an den eigenen Fingern anschaulich machen. Man spanne die Extensoren der Finger einer Hand, deren Vola auf einem Tische aufliegt, kräftig an. Die Finger werden sich alsdann ein wenig über die wagrechte Ebene emporrichten. Die Spannung der volaren und lateralen Bänder der Metacarpophalangalgelenke ist jetzt im Gleichgewichte mit dem Zuge der Streckmuskeln. Drückt man nun aber mit Hülfe der andern Hand gegen die Volarseite eines der Finger aufwärts, so kann durch diese grössere Kraft die Dorsalflexion noch ein wenig weiter getrieben werden, aber bald hat auch bei der grösseren Kraft die Bewegung ein Ende, wenn nicht der normale Zusammenhalt des Gelenkes zerstört werden soll.

Da es sich bei den Gelenkbewegungen im Grossen und Ganzen um Drehungen handelt, so ist der Bewegungsumfang als Winkelgrösse anzugeben. Bei einem zwangläufigen Gelenke genügt eine einzige Winkelgrösse, um den Bewegungsumfang vollständig zu definiren. So z. B. hat das Ellenbogengelenk einen Bewegungsumfang von etwa 120°, welcher beiderseits durch absolute Hemmungen begrenzt wird. Die geringste Kraft ist im Stande, den beweglich gedachten Knochen an beide Grenzen zu führen und die grösste überhaupt zulässige Kraft

vermag nicht, ihn darüber hinaus zu führen. Ist der Bewegungsumfang des zwangläufigen Gelenkes durch relative Hemmungen begrenzt, so ist noch der Spielraum anzugeben, welcher durch die Verschiedenheit der bewegenden Kräfte bedingt ist.

Bei einem freien Gelenke hat natürlich jede Bewegungsrichtung ihre besondere Begrenzung und die erschöpfende Definition des ganzen Bewegungsumfanges würde hier eine sehr verwickelte Aufgabe sein. Bei Sattel- und Eigelenken würde eine kegelähnliche Regelfläche[1] anzugeben sein, welche den Inbegriff aller extremen Lagen einer willkürlich im beweglich gedachten Knochen angenommenen geraden Linie bildet.

Bei der Arthrodie könnte es scheinen, als ob zur erschöpfenden Angabe des Bewegungsumfanges ein bestimmter Kegelmantel genügte, welcher die extremen Stellungen enthielte, bis zu welchen eine durch den Drehpunkt im beweglich gedachten Knochen festgelegte Gerade in den verschiedenen Richtungen geführt werden kann. Eine solche Kegelfläche kann aber, wie man leicht sieht, gar nicht bestimmt gegeben werden, da die mit dem beweglich gedachten Knochen fest verbundene Gerade in derselben Richtung mehr oder weniger weit geführt werden kann, je nachdem der Knochen um diese Gerade im einen oder andern Sinne mehr oder weniger gedreht ist. So kann z. B. offenbar das nach aussen rotirte Femur weit weniger nach hinten gestreckt werden als das nach innen rotirte.

Man wird sich bei den freien Gelenken und besonders bei den Arthrodieen mit der Angabe einiger besonderer Grenzen des Bewegungsumfanges begnügen müssen und auf eine erschöpfende Definition desselben verzichten.

---

## VIERTES CAPITEL.

# Zusammenhalt der Gelenke.

Da die normale Bewegung in einem Gelenke stets in einem Schleifen der Gelenkflächen aufeinander besteht, so muss die resultirende Kraft, welche sie beschleunigt oder verzögert, stets tangential zur Gelenkfläche gerichtet sein. Es muss also jede normal zur Ge-

1 Unter Regelfläche versteht man eine Fläche, auf welcher durch jeden Punkt eine Gerade gezogen werden kann.

lenkfläche gerichtete Komponente irgend einer wirksamen Kraft durch eine gleich grosse entgegengesetzt gerichtete normale Komponente einer andern Kraft aufgewogen sein. Wenn wir von einer Beschleunigung oder Verzögerung der Bewegung absehen, also das Gelenk in Ruhe oder in Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit betrachten, so ist die Resultirende aller Kräfte = 0. Es ist von Interesse, dies Gleichgewicht aller auf ein Gelenk wirksamen Kräfte zu untersuchen, weil darauf die Vorstellung vom Zusammenhalt derselben beruht oder von dem Drucke, mit welchem die Gelenkflächen gegeneinander gepresst werden. Um übrigens von einem doch nicht genau berechenbaren Reibungswiderstand absehen zu dürfen, wollen wir das Gelenk bloss im Ruhezustande betrachten. Wir wollen ferner bloss kugelförmige Gelenkflächen in Betracht ziehen, weil sich für anders gestaltete die Untersuchung zu sehr verwickeln würde, und weil für die Orientirung in den Hauptgesichtspunkten die Betrachtung des Kugelgelenkes genügt.

Unter den auf das Gelenk wirkenden Kräften soll zunächst der Luftdruck erörtert werden. Bekanntlich ist die Resultirende des Luftdruckes gleich Null, wenn derselbe auf die ganze geschlossene Oberfläche eines Körpers wirkt. Wird nun von einem unendlich kleinen Elemente der Oberfläche der Luftdruck abgehalten, so wird eine Kraft wirksam, welche normal zu diesem Elemente von innen nach aussen gerichtet ist und deren Grösse gleich ist dem Druck auf die Flächeneinheit multiplicirt mit der Ausdehnung des Flächenelementes. Es sei jetzt der Luftdruck von einem endlich ausgedehnten Oberflächenstücke abgehalten, das einen irgendwie begrenzten Theil einer Kugeloberfläche bildet. Dann werden die sämmtlichen auf die einzelnen Elemente dieses Flächenstückes von innen nach aussen normalen Kräfte, mithin auch ihre Resultante durch den Mittelpunkt der Kugel gehen.

In dem beschriebenen Falle befindet sich nun ein durch eine Arthrodie verbundener Knochen — denken wir z. B. an den Oberschenkel. In der That auf die ganze übrige Oberfläche desselben wird sich durch die leicht beweglichen Weichtheile hindurch der Luftdruck fortpflanzen können, aber auf den von der Pfanne (d. h. von der wirklich überknorpelten Pfanne [1]) bedeckten Theil des Gelenkkopfes kann der Luftdruck nicht wirken. Wenn dies Kugelstück

1 Auf den der Incisura acetabuli entsprechenden Theil des Femurkopfes pflanzt sich durch die Weichtheile von aussen her der Luftdruck ebenso gut fort, wie auf die übrigen Theile der Knochenoberfläche. Dies ist in überzeugendster Weise theoretisch und experimentell erwiesen von A. Eugen Fick, Zur Mechanik des Hüftgelenkes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1878. S. 519 ff.

genau gegeben ist, so kann die durch den Gelenkmittelpunkt gehende Resultirende des Luftdrucküberschusses gefunden werden, welche den Gelenkkopf gegen die Pfannenfläche drückt. Wir denken uns, um das Princip dieser Rechnung anschaulich zu machen, die Hüftpfanne in der Lage, die sie bei einem aufrecht stehenden Menschen einnimmt, und wählen folgendes Koordinatensystem: Den Ursprung der Koordinaten legen wir in den Mittelpunkt des Gelenkes $C$ (Fig. 11), zur $XY$ebene machen wir eine Vertikalebene, welche den überknorpelten Theil der Pfanne möglichst symmetrisch halbirt. Der Schnitt dieser Ebene mit der Gelenkkugel sei der Kreisbogen $EpG$. Am tiefsten Punkte $E$ desselben (der übrigens im Bereich der Incisura liegen kann) ziehen wir eine Tangente $EF$ und ihr parallel durch $C$ die $Y$-axe, $CY$. Die $X$-axe $CX$ steht in der gewählten Ebene senkrecht auf $EF$ oder $CY$ und endlich wird die $Z$axe in $C$ auf $CY$ und $CX$, also auf der Ebene der Zeichnung senkrecht errichtet. Wir denken uns nun um einen beliebigen Punkt $p$ der überknorpelten Pfanne (welcher natürlich nicht in der Ebene der Zeichnung zu liegen braucht) herum ein Flächenelement $d\omega$. Ist nun $P$ der Luftdruck auf die Flächeneinheit, so ist $Pd\omega$ die Grösse der Kraft, welche in der Richtung $Cp$ wirkt. Ihre Komponenten in der Richtung der Ordinatenaxen sind

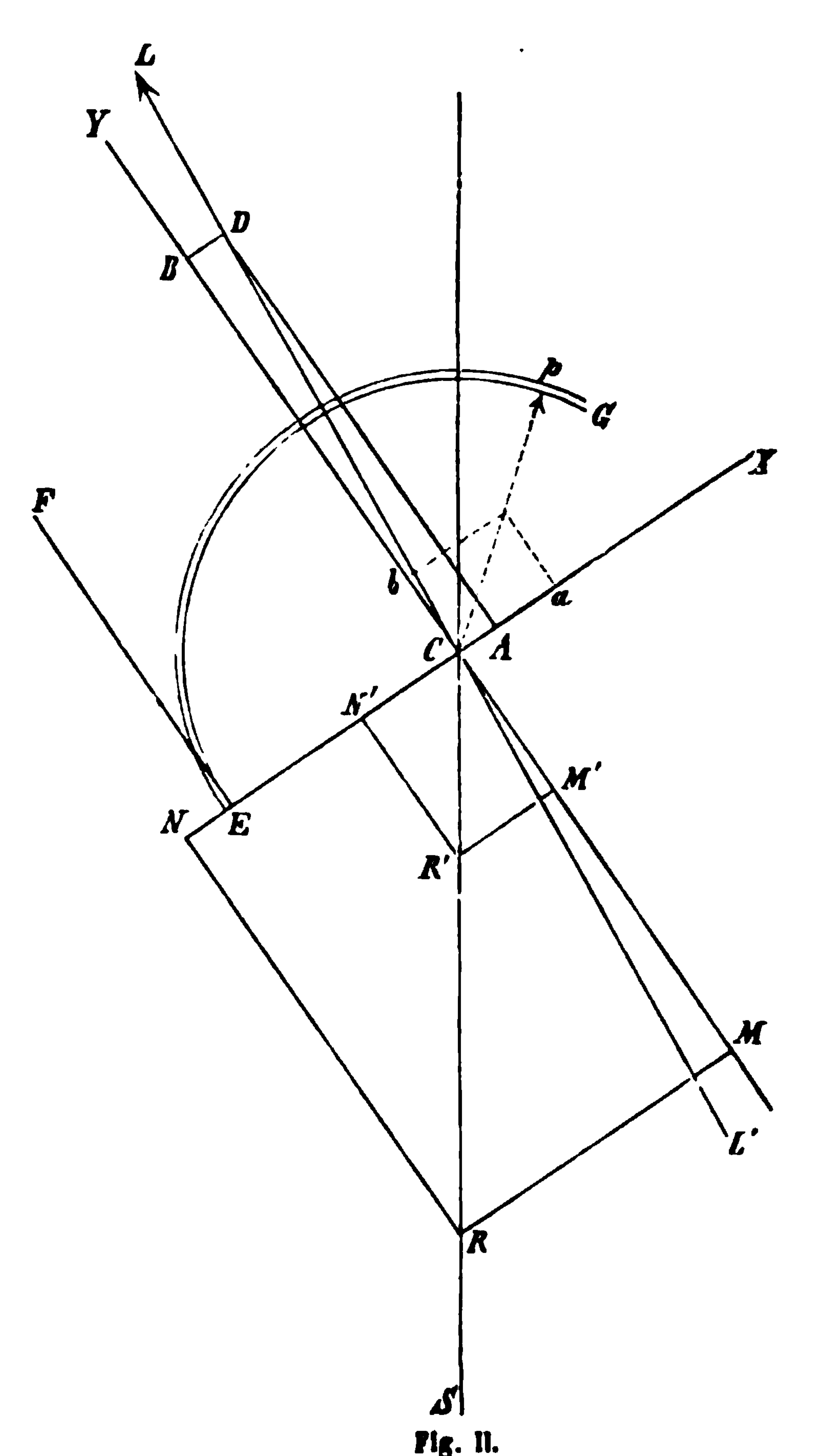


Fig. 11.

$$Pd\omega\ Cos\ (pCX),\quad Pd\omega\ Cos\ (pCY),\quad Pd\omega\ Cos\ (pCZ).$$

Die drei Komponenten des resultirenden Druckes auf die ganze Fläche

erhält man also durch Integration über die ganze überknorpelte Oberfläche: $P\int d\omega\ Cos\ (pCX)$; $P\int d\omega\ Cos\ (pCY)$; $P\int d\omega\ Cos\ (pCZ)$.

Die drei Integrale $\int d\omega\ Cos\ (pCX)$ etc. sind aber der Reihe nach die Projektionen der ganzen überknorpelten Oberfläche auf die $YZ$ebene, die $XZ$ebene und die $XY$ebene. Wenn aber diese letztere in der That, wie angenommen wurde, die Pfannenfläche symmetrisch theilt, so ist das dritte Integral und mithin die Komponente in der $Z$richtung Null. Bei der Hüftgelenkpfanne, die (mit Einschluss der Fossa acetabuli) etwa eine Halbkugel bildet, fällt die $XZ$ebene ungefähr mit der Ebene des Pfannenrandes zusammen. Die Projektion der Knorpeloberfläche auf diese Ebene spielt daher mit Recht, wie sich gleich zeigen wird, eine Rolle in der Betrachtung des Gegeneinanderwirkens von Luftdruck und Schwere. Wir wollen uns nämlich jetzt einen Schenkel an dem in der gedachten Stellung fixirten Becken hängend vorstellen, dann wird sein Schwerpunkt senkrecht unter $C$ liegen und die Schwere wird in der Richtung der Vertikalen $CS$ senkrecht abwärts wirken. Diese Kraft durch die Länge $CR$ dargestellt, zerlegen wir nach der $Y$- und $X$richtung in zwei Komponenten $CM$ und $CN$. Es ist alsdann leicht zu sehen, wann Gleichgewicht zwischen der Schwere und dem Luftdruck stattfinden würde. In der That die Resultirende des Luftdruckes würde unter den gemachten Annahmen etwa die Richtung $CL$ haben und wenn wir ihre Grösse durch die Länge $CD$ darstellen, so sind $CA$ und $CB$ ihre Komponenten in der $X$- und $Y$richtung. Bei den Gestalt- und Lageverhältnissen des Hüftgelenkes, das uns als Beispiel dient, dürfte die Komponente in der $X$axe wohl, wie in der Figur angenommen ist, von $C$ nach aufwärts gerichtet und ziemlich klein sein, so dass die in dieselbe Axe fallende und abwärts nach $E$ gerichtete Komponente der Schwere auch bei kleiner Belastung des Femur grösser sein wird. Die Summe beider Komponenten hat demnach sicher die Richtung von $C$ nach $E$ zu und wird stets durch den elastischen Gegendruck des Pfannenrandes im Gleichgewicht gehalten. Es wird also zur Herstellung des Gleichgewichtes im Ganzen genügen, wenn die Komponente des Luftdruckes $CB$ der entgegengesetzten Komponente der Schwere $CM$ gleich ist.

Es folgt also der Satz: der im Hüftgelenke hängende Oberschenkel wird durch den Luftdruck festgehalten und wird erst dann von der Schwere herausgezogen (wobei der Mittelpunkt nur in der Richtung $CM$ sich zu bewegen anfangen kann), wenn durch Belastung des Schenkels die mit der Tangentenrichtung $EF$ parallele Komponente der Schwere der in dieselbe Richtung fallenden Komponente des

Luftdruckes überlegen ist, d. h. unter den besonderen Verhältnissen des Hüftgelenkes einer Quecksilbersäule von der Barometerhöhe, die zur Grundfläche die Projektion des überknorpelten Pfannentheiles auf die Pfannenrandebene hat. Dieser Satz ist in der oben citirten Abhandlung von A. Eugen Fick auch experimentell bewiesen. Im Falle des soeben beschriebenen Gleichgewichtes, wo $CB = CM$ muss offenbar der hydrostatische Druck der zwischen den Gelenkflächen enthaltenen Flüssigkeitsschicht gleich Null sein. Es ist vielleicht nicht unnütz, ausdrücklich zu bemerken, dass dieses Nullwerden des Druckes im Innern doch immerhin ein minimes Auseinanderrücken der Gelenkflächen zur Voraussetzung hat. Da nämlich die tropfbaren Flüssigkeiten doch nicht absolut inkompressibel sind, so muss die Gelenkflüssigkeit, wenn sie den hydrostatischen Druck Null ausüben soll, ein etwas grösseres Volum einnehmen, als wenn sie irgend einen anderen Druck ausübt.

Der Schenkel kann aber im Gleichgewicht am Hüftgelenke offenbar auch noch hängen, wenn die Schwere kleiner ist als $CR$. In einem solchen Falle wird der Ueberschuss des äusseren Luftdruckes über die Schwere den Schenkelkopf noch etwas gegen die Pfanne andrücken, so dass ein positiver hydrostatischer Druck im Innern der Gelenkhöhle zu Stande kommt, welcher aber nicht die volle Höhe des äusseren Atmosphärendruckes erreicht, und der dann mit der Schwere zusammen dem letzteren Gleichgewicht hält. Noch sachgemässer liesse sich dies ausdrücken, indem man sagt: die Schwere wird alsdann den Schenkelkopf nicht ganz so weit aus der Höhle herausziehen, dass der Druck der Gelenkflüssigkeit nicht ganz auf Null herabsinkt.

Wenn alle nöthigen Data bekannt wären, würde sich leicht berechnen lassen, welchen Werth der positive Druck in der Gelenkhöhle haben würde. Sei z. B. die Schwere $CR'$ statt $CR$, so dass ihre Komponente in der $Y$richtung $CM' < CB$ ist, dann wird sich ein hydrostatischer Gegendruck in der Gelenkflüssigkeit entwickeln müssen, der sich zum ganzen Atmosphärendruck $P$ verhält $= M'M : CM$ oder $= M'M : CB$. In der That die Resultirende des hydrostatischen Gegendruckes wird wie die des Luftdruckes in die Richtung $CL$, jedoch in entgegengesetztem Sinne von $C$ nach $L'$ hin fallen, und wenn also der hydrostatische Druck auf die Flächeneinheit $= P \cdot \frac{M'M}{CB}$ ist, so wird die Komponente des gesammten Gegendruckes in der $Y$richtung gerade $= M'M$ sein, wie es das Gleichgewicht fordert. Es ist nämlich alsdann in der $Y$richtung Gleichgewicht zwischen

der Komponente des Luftdruckes $CB$ und der Summe der Komponente $CM'$ der Schwere und $M'M$ des hydrostatischen Gegendruckes. In der $X$richtung ist Gleichgewicht der Komponente der Schwere $CN'$ der Komponente $CA$ des Luftdruckes der (in Fig. 11 nicht bezeichneten) Komponente des hydrostatischen Gegendruckes der Gelenkflüssigkeit und endlich dem elastischen Gegendrucke des Pfannenrandes bei $E$.

Wir wollen uns jetzt ausser dem Luftdruck und der Schwere noch beliebige elastische Spannungen von Bändern und Muskeln auf das Gelenk wirksam denken. Dann ist vor Allem klar, dass von Gleichgewicht überhaupt nur die Rede sein kann, wenn die Resultirende dieser sämmtlichen Kräfte durch den Mittelpunkt geht. Hätten sie nämlich entweder gar keine Resultirende oder ginge dieselbe nicht durch den Mittelpunkt, so würde ein drehend wirkendes Paar vorhanden sein.

Es sei jetzt beispielsweise $CR$ (Fig. 12) die Resultirende der gedachten Kräfte, durch denselben Punkt $C$ geht aber auch die Resultirende des hydrostatischen Gegendruckes der Flüssigkeit im Gelenkinnern, sie sei dargestellt durch $CL'$. Man sieht nun, dass zwischen den äusseren Kräften und dem inneren Gegendruck nur dann Gleichgewicht stattfinden kann, wenn auch die Resultirende der äusseren Kräfte in dieselbe ein für allemal bestimmte Linie fällt, in welcher die Resultirende des hydrostatischen Druckes der Gelenkflüssigkeit liegt. Fiele jene Resultirende in diese Richtung nach entgegengesetzter Seite wie $CR'$, so würde sich allerdings die Bedingung der Gleichheit beider Resultirenden an absolutem Werthe allemal von selbst herstellen, vorausgesetzt, dass die Gelenkhöhle absolut abgeschlossen und von konstantem Rauminhalt wäre, denn so lange $CR'$ grösser wäre als $CL$, würde der Gelenkkopf tiefer in die Pfanne eingepresst, die Gelenkflüssigkeit würde komprimirt, bis ihr hydrostatischer Druck hinlänglich angewachsen wäre, um eine $CR'$ gleiche Resultirende zu ergeben. Bei der bekannten Beschaffenheit der tropfbaren Flüssigkeiten würde aber diese Zusammendrückung nur einen ganz unmerklichen Betrag ausmachen. Man sieht also, dass äusseren Kräften, welche einen Gelenkkopf in die Pfanne zu drücken streben, durch einen hydrostatischen Gegen-

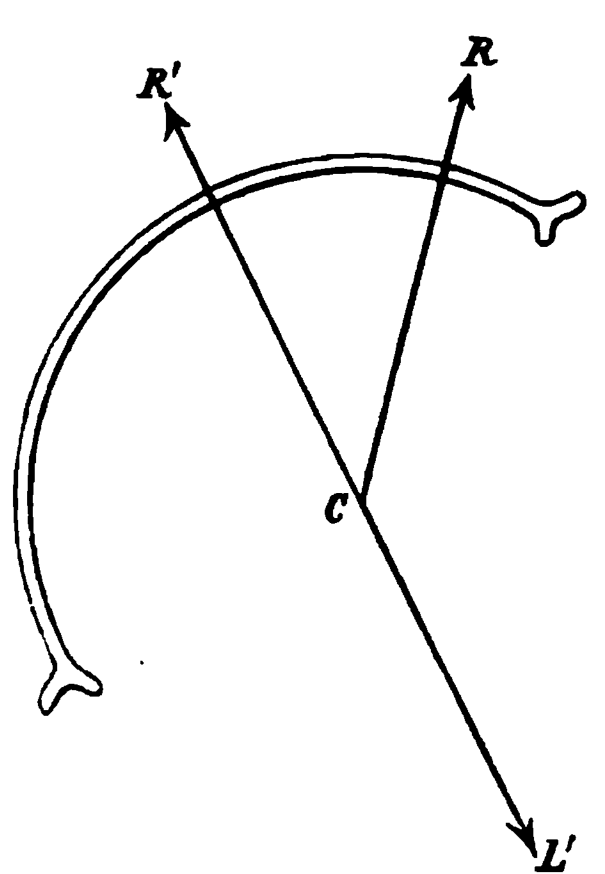


Fig. 12.

druck der Flüssigkeit in einer absolut geschlossenen Höhle nicht im Allgemeinen Gleichgewicht gehalten werden kann.

Faktisch liegen aber die Verhältnisse nicht ganz so, wie soeben vorausgesetzt wurde. Die Gelenkhöhle ist nämlich nicht überall von absolut undehnbaren Wänden umgeben. Am Rande ist sie von der jedesfalls nicht ringsum straffen Gelenkkapsel begrenzt, so dass hier stets nach irgend einer Seite ein wenig aus dem Zwischenraume zwischen den Gelenkflächen verdrängte Flüssigkeit in Ausbuchtungen der Kapsel entweichen kann. Es kann daher der hydrostatische Druck im Inneren der Gelenkhöhle niemals merklich steigen über den Druck, unter welchem die Tränkungsflüssigkeit der das Gelenk umgebenden Gewebe, welchen wir etwa dem Luftdruck gleichsetzen dürfen. Wenn also die Resultirende der sämmtlichen übrigen Kräfte nach oben gerichtet ist, so hebt sich das Glied unter Verdrängung von Gelenkflüssigkeit (nicht unter Kompression derselben), bis ein Punkt des Gelenkkopfes einen Punkt der Pfanne berührt, das Gleichgewicht stellt sich alsdann sofort her durch Entstehung des nöthigen elastischen Gegendruckes der festen Pfanne. Da hierbei der hydrostatische Druck der Gelenkflüssigkeit dem äusseren Luftdrucke stets gleich bleibt, so hebt seine Resultirende stets gerade die unter den aufwärts gerichteten Kräften mitgezählte Wirkung des äusseren Luftdruckes auf das hängende Glied auf. Man wird also in solchen Fällen den Luftdruck und den hydrostatischen Druck der Gelenkflüssigkeit von vornherein ganz aus der Rechnung lassen und sagen können: wenn auf den beweglichen Knochen Schwere und Spannungen wirken, deren Resultirende im Ganzen gegen die Gelenkfläche am festen Knochen hingerichtet ist, so wird, wenn dieselbe durch den Gelenkmittelpunkt geht, der eine Knochen gegen den andern mit der ganzen Kraft dieser Resultirenden angedrückt und wird dieselbe lediglich durch den elastischen Gegendrück des andern Knochens aufgewogen.[1]

Diese Entwickelung widerspricht keineswegs der vorhergehenden, wo dem Luftdrucke eine wesentliche Rolle für den Zusammenhalt des Gelenkes zugeschrieben wurde. Die Gelenkkapsel wirkt nämlich ventilartig dergestalt, dass sie das Eindringen neuer Flüssigkeit von aussen hindert, nicht aber das Entweichen nach aussen. Es kann also sehr wohl der hydrostatische Druck im Gelenkinnern unter

[1] Ich möchte ausdrücklich vor dem Missverständniss warnen, dass die im Text vorgetragene Lehre übereinstimme mit den Erörterungen Buchner's (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877. S. 22), welche dem Luftdruck die Bedeutung für den Zusammenhalt der Gelenke absprehen. Diese sind meines Erachtens vollständig widerlegt von Eugen Fick (Arch. f. Anat. 1878. S. 222).

den Druck der umgebenden Gewebeflüssigkeiten resp. den Luftdruck sinken, nicht aber über diesen Werth hinaus steigen.

Wenn sehr gewaltige Kräfte an einem Knochen wirken in dem Sinne, dass sie ihn aus der Gelenkpfanne herauszuziehen streben, dann kann der Luftdruck für den Zusammenhalt keine sehr bedeutende Rolle spielen, denn der Luftdruck entspricht beim grössten Gelenke dem Hüftgelenke im Ganzen nur einer Kraft von noch nicht 22 kg., wenn er also auch der luxirenden Gewalt genau entgegenwirkt, so brauchte diese doch nur den geringen Betrag von 22 kg. zu erreichen, um ihn zu überwinden. Den Oberarm würde man also in wagrechter Richtung mit noch weit geringerer Kraft von der Schulterpfanne abreissen können, so dass in der Gelenkhöhle ein Vacuum entsteht. Beiläufig mag noch erwähnt sein, dass von einer Bedeutung der Adhäsion für den Zusammenhalt der Gelenke gegenüber äusseren Gewalten vollends nicht die Rede sein kann, wie SCHMID[1] experimentell erwiesen hat.

Wenn also eine bedeutende Gewalt auf ein Gelenk wirkt, welche die Flächen von einander zu entfernen strebt, so kann dieselbe, wofern nicht schon starke Bänder ausgespannt sind, nur durch Muskelspannungen im Gleichgewicht gehalten werden. Es tritt uns aber hier noch eine Schwierigkeit entgegen, wenn wir die grosse Dehnbarkeit der Muskeln bedenken. Um es mit bestimmten Vorstellungen zu thun zu haben, stellen wir uns einen Arm in wagrecht ausgestreckter Lage vor und es ziehe an demselben eine Kraft in seiner Längsrichtung, welche den Humeruskopf senkrecht von der Schulterpfanne zu entfernen strebt. Den Luftdruck auf die Pfannenfläche wird man etwa zu 10 kg. schätzen dürfen. Ist also die luxirende Kraft unter 10 kg., so kann sie ohne alle Beihülfe von Muskelspannungen vom Luftdrucke oder einem Theil desselben aufgewogen werden, da ja die Kapsel auch hier ventilartig von aussen nach innen abschliesst. In Wirklichkeit wird nun von Seiten der das Gelenk umgebenden Muskeln wohl immer eine gewisse Spannung ausgeübt werden, vermöge deren nicht nur der hydrostatische Druck in der Gelenkhöhle auf die Höhe des äusseren Luftdruckes gebracht wird, sondern die Gelenkflächen auch noch gegeneinander gepresst werden. Dies wird vermuthlich selbst dann statthaben, wenn die Muskeln sämmtlich im Ruhezustande sind. Sei beispielsweise die zur Gelenkfläche normale Resultirende der Muskelspannungen = 5 kg., dann wird die luxirende Kraft bis zu diesem Betrage wachsen kön-

---

1 SCHMID, Deutsche Ztschr. f. Chirurgie V.

nen, ohne dass der hydrostatische Druck im Innern der Gelenkhöhle unter den Luftdruck herabsinkt, vielmehr wird dann erst die Pfanne entlastet sein und keinen elastischen Gegendruck mehr auszuüben brauchen. Wächst die luxirende Kraft über 5 kg. hinaus, so sinkt wegen des ventilartigen Abschlusses der Kapsel der hydrostatische Druck im Innern der Gelenkhöhle und der Ueberschuss des Luftdruckes + 5 kg. Muskelspannung hält der ziehenden Kraft Gleichgewicht. Das kann der Fall sein bis die letztere auf 15 kg. angewachseni st. Bis zu diesem Punkte sind die Gelenkflächen nur um den unmerklichen Betrag verrückt worden, welcher der elastischen Ausdehnung des gepresst gewesenen Gelenkknorpels und der Ausdehnung der Gelenkflüssigkeit bei Druckminderung entspricht. Wächst aber jetzt die luxirende Kraft bedeutend über 15 kg. hinaus — sagen wir auf 20 kg. —, so muss offenbar ein erhebliches Auseinanderweichen der Gelenkflächen unter Bildung eines Vacuum in der Gelenkhöhle erfolgen, sofern nicht der Zustand der Muskeln eine Aenderung erfährt. Denn es müsste jetzt die Resultirende der Muskelspannungen etwa 10 kg. betragen, nämlich 20 kg. vermindert um den Betrag des Luftdruckes, den wir zu 10 kg. angeschlagen haben. Offenbar können aber die Muskeln bei unverändertem Zustande diese Spannung nur durch Dehnung um wenigstens einige Millimeter erlangen, wenn die Spannung 5 kg. betrug bei der Länge der Fasern, welche ihnen zukam, so lange die Gelenkflächen in Kontakt lagen. Es dürfte die Mühe lohnen, diese unabweisliche Folgerung aus der Betrachtung der auf ein Gelenk wirkenden Kräfte experimentell zu prüfen, denn die voraussichtlich zu erwartende Auseinanderweichung der Gelenkflächen ist so gross, dass sie sich schwerlich der Beobachtung entziehen könnte.

Bei kleineren Gelenken, z. B. bei den Metacarpophalangalgelenken, kann man das einige Millimeter betragende Auseinanderweichen der Gelenkflächen unter dem Einflusse starkes Zuges ganz leicht sehen. Dabei muss auch offenbar ein Vacuum im Innern des Gelenkes entstehen.

---

Die in den vorstehenden Capiteln entwickelten Grundsätze genügen, um wenigstens in erster Annäherung die Wirkung der Muskeln auf die grossen Gelenke zu beurtheilen. Es versteht sich aber wohl von selbst, dass die vorgetragenen Sätze nicht mit voller mathematischer Strenge gelten können, da die Gelenkflächen alle den als Typen hingestellten geometrischen Formen nicht ganz genau entsprechen. Man hat sich in jüngster Zeit vielfach bemüht, durch genaue Messungen solche Abweichungen der wirklichen Gelenkflächen

von der schematischen Form, z. B. der Hüftgelenkflächen von der Kugelgestalt zu ermitteln. Wenn nun auch jede exakte Messung in der Naturwissenschaft in sich einen gewissen Werth hat, so dürfte es doch beim gegenwärtigen Zustande der speciellen Bewegungslehre noch für lange Zeit lohnender sein, unter Annahme der schematischen Formen der Gelenke an der Auffindung der allgemeinen Grundgesetze zu arbeiten, als schon an die kleinen Abweichungen zu denken, deren Bedeutung schwerlich sobald erkennbar sein wird. Es sei erlaubt, diese Behauptung durch einen Vergleich mit einer andern Wissenschaft zu stützen. In der Physik hat man gewiss mit Recht sich früher mit den wichtigen Folgerungen aus dem Mariottes-Gay Lyessac'schen Gesetze beschäftigt, ehe man die kleinen Abweichungen der wirklichen Gase von dem Verhalten eines idealen Gases untersuchte.

---

# FÜNFTES KAPITEL.

# Die Arbeit der Muskelkräfte an den Gelenken.

## I. Die entwickelte Muskelspannung kommt ganz zur Wirkung.

An die Spitze der Lehre von der Muskelwirkung sei es erlaubt, einen Satz zu stellen, welcher allerdings eigentlich selbstverständlich ist, der aber doch besonders ausgesprochen und bewiesen zu werden verdient, da er vielleicht noch nicht hinlänglich eingedrungen ist in das Bewusstsein aller derer, welche sich mit Problemen der speciellen Muskelphysiologie zu beschäftigen haben. Dieser Satz lautet so: Wenn eine an irgend einem Gelenke angeknüpfte Muskelfaser sich wirklich zusammenzieht, so hat die gesammte Arbeit, welche ihre elastischen Kräfte nach Maassgabe der S. 241 u. folg. dargestellten Grundsätze dabei leisten, auch wirklich bewegenden Erfolg, sei es zur Beschleunigung, sei es zur Ueberwindung irgend welcher entgegenwirkender Kräfte, der Muskel mag angesetzt sein wie er wolle, nahe beim Drehpunkt resp. der Drehaxe oder weit davon, sie mag liegen in der Drehungsebene oder schräg dazu. Von einer günstigeren oder weniger günstigen Lagerung oder Angriffsweise eines Muskels kann gar nicht die Rede sein, sofern es sich um den dynamischen Erfolg handelt. Die Worte günstigerer oder weniger günstiger Ansatz eines Muskels haben, wofern man ihnen überall Sinn beilegen

will, einen solchen nur, wo es sich um bestimmte Gleichgewichtsprobleme handelt. Die Einschränkung der Beweglichkeit des Gelenkes auf gewisse Bahnen mindert den bewegenden Effekt der Muskelarbeit in keiner Weise. Dieser Effekt ist genau so gross, als wenn die am Ende des Muskels angeknüpfte Masse in der Richtung der Muskelfasern selbst folgen könnte. Natürlich gilt der Satz nur unter der Voraussetzung, dass der Reibungswiderstand unberücksichtigt bleibt, der übrigens in der That sehr gering ist.

Eines besonderen Beweises bedarf wie gesagt dieser Satz eigentlich nicht, da er eine ganz unmittelbare Folgerung aus dem Principe der Erhaltung der Energie ist. Um indessen jedes entgegenstehende Vorurtheil auch durch die unmittelbare Anschauung zu zerstreuen, soll hier der Satz für den Fall direkt bewiesen werden, wo vielleicht am ersten ein Zweifel erhoben werden könnte. Es ziehe sich nämlich eine Muskelfaser zusammen und dabei drehe sich das Gelenk in einer Ebene, zu welcher die Richtung der Faser schräg läuft, sei es, dass andere gleichzeitige Muskelzüge die Bahn bestimmen (wenn es ein freies Gelenk ist), sei es, dass wir es mit einem zwangläufigen Gelenke zu thun haben, das nur in jener Ebene überhaupt Drehung zulässt. Wir könnten uns z. B. eine der Fasern des Supinator brevis denken, von denen viele sehr schräg zur Drehungsebene laufen. Wir wählen zur $X$axe eines Koordinatensystems die Axe der faktischen Drehung zur $Y$axe das Perpendikel vom Ansatzpunkte $L$ der Faser am beweglichen Knochen auf die Drehaxe und zur $Z$axe eine auf die beiden vorigen senkrechte Gerade. (S. Fig. 13.) Der Ursprung der Muskelfasern am festen Knochen sei $M$ und die Koordinaten dieses Punktes $OA = x$; $OB = y$; $OC = z$. Die Koordinaten des Ansatzpunktes sind $x_1 = 0$; $y_1 = r$; $z_1 = 0$, wenn wir die Länge $LO$ durch $r$ bezeichnen. Die Länge der Muskelfaser ist demnach

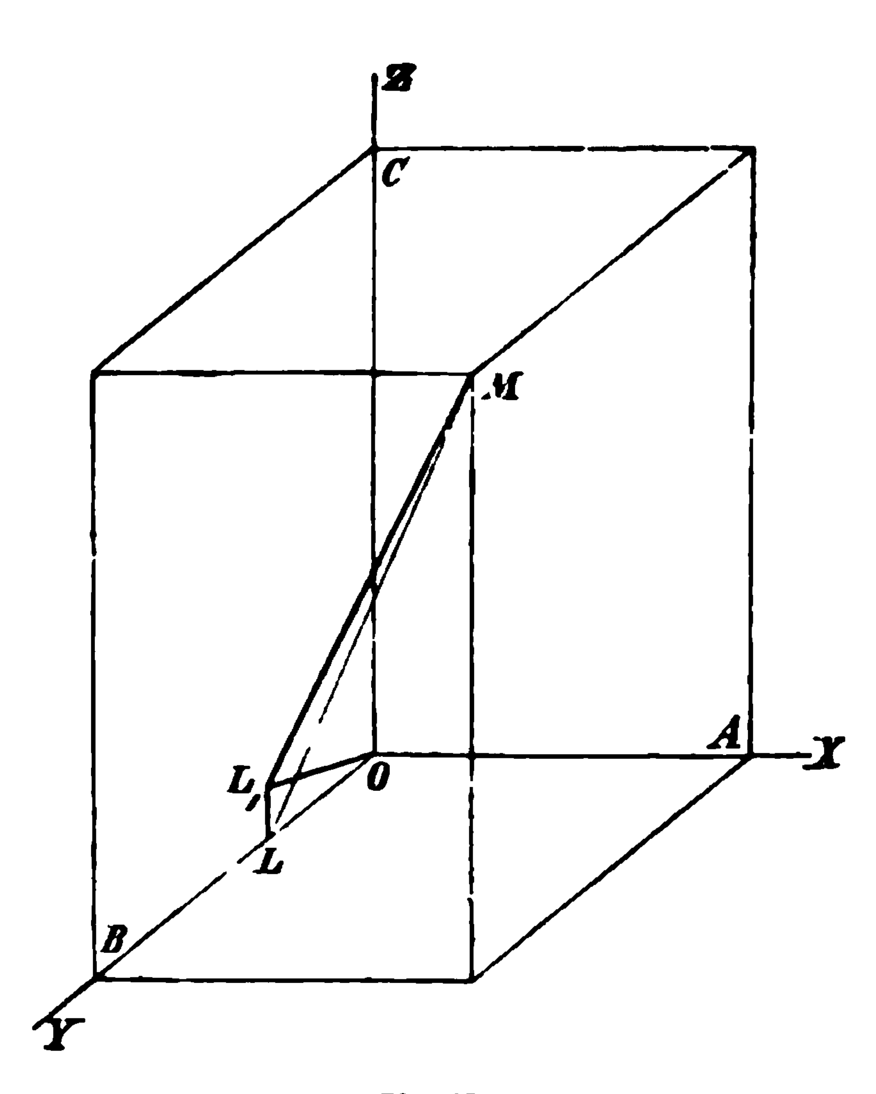


Fig. 13.

$$R = \sqrt{x^2 + (y - r)^2 + z^2}.$$

Ihre elastische Spannung bei dieser Länge sei $P$ und es erfolge jetzt

eine unendlich kleine Zusammenziehung um die Grösse $dR$, während welcher die Spannung konstant $= P$ gedacht werden darf, dann ist $PdR$ die positive Arbeit der elastischen Kräfte bei diesem Akte und es ist zu beweisen, dass die negative Arbeit der Kräfte, welche am beweglichen Knochen der Zusammenziehung entgegenwirken, bei diesem Akte gerade so gross ist. Um der Spannung $P$ mittels des Gelenkes Gleichgewicht zu halten, müsste bei $L$ eine parallel zu $OZ$ abwärts gerichtete Kraft angebracht sein, gleich der Projektion von $P$ auf die $Z$axe oder $= P\frac{z}{R}$. Ist also der Knochen schon aufwärts in Bewegung, so wird er dem Muskelzuge weiter aufwärts folgen ohne Beschleunigung und es wird im nächsten Zeitdifferential die Gegenkraft $P\frac{z}{R}$ eine negative Arbeit leisten $= P\frac{z}{R}$ multiplicirt mit der Wegstrecke, welche der Punkt $L$ in der Richtung dieser Kraft zurücklegt. Dieser Punkt kann sich aber nach der Voraussetzung nur um $O$ drehen in der Ebene $OYZ$. Er sei durch die unendlich kleine Drehung um den Winkel $L_{,}OL = d\omega$ in die Lage $L_{,}$ gekommen, dann ist $P\frac{z}{R}\cdot \overline{LL_{,}}$ oder $P\frac{z}{R}\cdot rd\omega$ die gesuchte negative Arbeit der widerstehenden Gegenkraft. Um nun die positive Arbeit der Muskelspannung $PdR$ hiermit zu vergleichen, beachten wir, dass $dR = ML - ML_1 = \frac{dR}{dz_1}dz_1$ sein muss, da durch die Verrückung des Punktes $L$ nach $L_1$ nur die Koordinate $z_1$ des Ansatzpunktes eine Aenderung erlitten hat, während $x, y, z, x_1, y_1$ konstant bleiben. Nun ist aber $\frac{dR}{dz_1} = \frac{z - z_1}{R}$ oder da $z_1$ in unserem Falle $= 0$ ist, $= \frac{z}{R}$ und $dz_1$ ist $= LL_1 = rd\omega$, also $PdR = \frac{z}{R}\cdot rd\omega$, d. h. die negative Arbeit der überwundenen Kräfte ist genau gleich der bei der Zusammenziehung um den Betrag $dR$ geleisteten positiven Arbeit der Muskelspannung $= PdR$, was zu beweisen war. Ist die Gegenkraft die blosse Trägheit, so erfolgt durch die Zusammenziehung eine Winkelbeschleunigung, welche mit dem Trägheitsmoment multiplicirt der ganzen Arbeit entspricht, soweit nicht die Arbeit, wie oben (S. 244) erwähnt wurde, bei schneller Zusammenziehung im Muskel selbst unter dem Einflusse innerer Widerstände Wärme erzeugt. Der Gelenkapparat thut auch in diesem Falle der äusseren Wirkung der Arbeit keinen Abbruch. Was hier für ein Arbeitsdifferential bewiesen ist, gilt ohne weiteres für jede end-

liche Zusammenziehung, während welcher die Spannung und die Gegenkraft (resp. Beschleunigung) beliebig variiren können.

Wenn man von der genauen mathematischen Vergleichung absehen will, so kann man den vorstehend streng bewiesenen Satz der Anschauung näher bringen durch die Bemerkung, dass, wenn die Muskelspannung schräg gegen die Drehungsebene wirkt, sie zwar nur eine kleinere Gegenkraft überwinden kann, diese aber durch eine um so grössere Wegstrecke überwindet, welche den Betrag der Muskelverkürzung bedeutend übertrifft.

## II. Einfluss der Gelenke auf die Entwickelung der Muskelspannung.

Die Anknüpfung der Muskeln an Knochen und die Zusammenfügung der letzteren durch Gelenke hat also, wie gezeigt ist, keinerlei bestimmenden Einfluss auf den Betrag der Arbeit, welche die einmal als solche auftretenden elastischen Spannkräfte der Muskeln bei der Zusammenziehung leisten, wohl aber kann diese Verknüpfung Einfluss darauf haben, wie viel elastische Spannung bei einer bestimmten Zusammenziehung überhaupt zur Entwickelung kommt. In der That wurde ja S. 242 nachgewiesen, dass nur ganz geringe Spannungswerthe überhaupt zur Entwickelung kommen, wenn die Zusammenziehung schon erfolgen kann während der Zeit, während welcher der Uebergang aus dem ruhenden in den erregten Zustand stattfindet; dass dagegen die höchsten möglichen Spannungswerthe entwickelt werden, wenn in der Zeit während welcher der Muskel in den erregten Zustand übergeht noch gar keine Verkürzung stattfinden kann. Je nachdem das eine oder das andere geschieht, leistet dann eine Verkürznng um den gleichen Betrag mehr oder weniger Arbeit. Wenn z. B. der in Fig. 1 S. 242 gedachte Muskel von der Länge *ko* sich verkürzt auf die Länge *kp*, so kann die geleistete Arbeit im einen Falle dem Rechteck *olep*, im andern Falle dem Trapez *onep* gleich sein. Ob das Eine oder das Andere oder ein Mittleres geschieht, hängt, wie gezeigt wurde, von äusseren Umständen ab, so dass hierauf die natürliche Verknüpfung des Muskels mit Knochen Einfluss haben kann.

Unter den für den Muskel äusseren Umständen, welche bei seiner Zusammenziehung im lebenden Körper auf die Arbeitsleistung Einfluss haben, ist zuvörderst noch einer zu erwähnen, welcher mit den Gelenkeinrichtungen nicht in Zusammenhang steht nämlich die Art der Erregung durch das Nervensystem. Diese kann nämlich

sehr allmählich geschehen, so dass die Zeit des Ueberganges aus dem ruhenden Zustand in den vollständig erregten eine sehr lange wird. Wenn in einem solchen Falle ausser der Trägheit des Gliedes keine andere Gegenkraft sich der Zusammenziehung widersetzt, so ist die geleistete Arbeit nicht viel von Null verschieden. Dies wäre z. B. der Fall, wenn wir den Vorderarm in einer Horizontalebene ganz langsam beugen. Ganz gleich Null kann freilich die geleistete Arbeit im lebenden Körper niemals sein, weil eine Gegenkraft ganz unvermeidlich ist, nämlich die Spannung der bei der Bewegung des Gliedes zu dehnenden Muskeln. Sind aber diese im ruhenden Zustande, so ist diese Arbeit nur unbedeutend, da bei der grossen Dehnbarkeit der Muskelfaser die Spannung eines Muskels selbst bei der Lage des Gelenkes, wo sein Ansatz vom Ursprunge am weitesten entfernt ist, im ruhenden Zustande nicht gross sein wird.

Der Muskel kann aber im lebenden Körper vom Nervensysteme aus auch eben so schnell in den erregten Zustand versetzt werden, wie durch einen künstlichen — etwa einen elektrischen — tetanisirenden Reiz, so dass der ganze Uebergang nur Bruchtheile einer Sekunde dauert. In diesem Falle hat die Gelenkeinrichtung grossen Einfluss auf die Entwickelung der höheren Spannungsgrade. Bei den grösseren Gliedmassengelenken ist in diesen Fällen schon die blosse Trägheit der Entwickelung der höheren Spannungsgrade günstig. Die auf diese Gelenke wirkenden Muskeln sind nämlich alle mindestens mit einem Ende sehr nahe der Drehaxe oder dem Drehpunkte des Gelenkes befestigt. Eine kleine Verkürzung der Fasern erfordert also immer schon eine grosse Drehung im Gelenk. Andererseits ist aber bei der langgestreckten Gestalt der Gliedmassen ihr Trägheitsmoment in Bezug auf die Axen des Gelenkes verhältnissmässig gross. Es wird daher die Winkelbeschleunigung durch kleine Spannungen der Muskeln sehr gering ausfallen, und ein Glied wird in den ersten Bruchtheilen einer Sekunde, in welchen sich der erregte Zustand entwickelt, dem schwachen Zuge, auch wenn keine Gegenkräfte wirksam sind, noch nicht weit gefolgt sein können. So kommt also im Allgemeinen der erregte Zustand bei energischer plötzlicher Reizung durch das Nervensystem zu nahezu vollständiger Entwickelung noch ehe die Länge des Muskels erheblich abgenommen hat, d. h. es kommen nahezu die höchsten möglichen Spannungswerthe zur Geltung, fast so als ob die Muskeln während der Entwickelung des vollen Erregungszustandes ganz an der Verkürzung verhindert worden wären. So erklärt es sich, dass dann hernach bei der wirklichen weiteren Verkürzung eine sehr bedeutende Arbeit

geleistet werden kann, deren Effekt in einer enormen Winkelbeschleunigung des Gliedes besteht, wie man recht augenfällig bei einem geschickten Steinwurf sehen kann. Natürlich geht aber bei dieser Art der Verwendung der Muskelkraft ein Theil der Arbeit durch Erzeugung von Wärme unter dem Einfluss der inneren Reibung in dem sich sehr schnell zusammenziehenden Muskel für den äusseren Effekt verloren (S. 244).

Bei manchen Bewegungen der grossen Gliedmassen haben die Gelenkeinrichtungen auch den Erfolg, dass die Muskeln sich nach dem weiter oben (S. 244) erörterten Entlastungsprincipe zusammenziehen, so dass der höchste theoretisch mögliche mechanische Effekt einer Tetanisirung wenigstens sehr annähernd erreicht wird. Um ein Beispiel davon zu geben, betrachten wir die Erhebung des Körpers aus niederkauernder Stellung auf die Zehen und zwar zunächst die Wirkung der Extensores cruris. In Fig. 14 ist ein menschlicher Körper in drei Phasen der fraglichen Bewegung skizzirt. Wenn, wie wir voraussetzen wollen, der Fuss von Anfang an hohl steht, so muss das Loth durch den Schwerpunkt $S$ von Anfang bis zu Ende des Aktes durch die Metatarsusköpfchen gehen, da mit weder nach vorn noch nach hinten der Körper überfällt. Auf das Kniegelenk wirkt nun die Schwere in der über $A$ gezeichneten Lage an dem sehr grossen Hebelarm $KQ$, wenn in $K$ die Axe des Kniegelenkes die Ebene der Zeichnung schneidet. Die Schwere übt also im Anfang ein sehr grosses Moment aus und die Kontraktion der Extensoren kann nicht eher wirklich beginnen, als bis ihr Moment dem entgegengesetzt drehenden der Schwere gleich geworden ist. Da aber die Resultante der Extensoren an einem viel kleineren Hebelarm wirkt, so setzt dies eine sehr grosse Spannung voraus und es kann

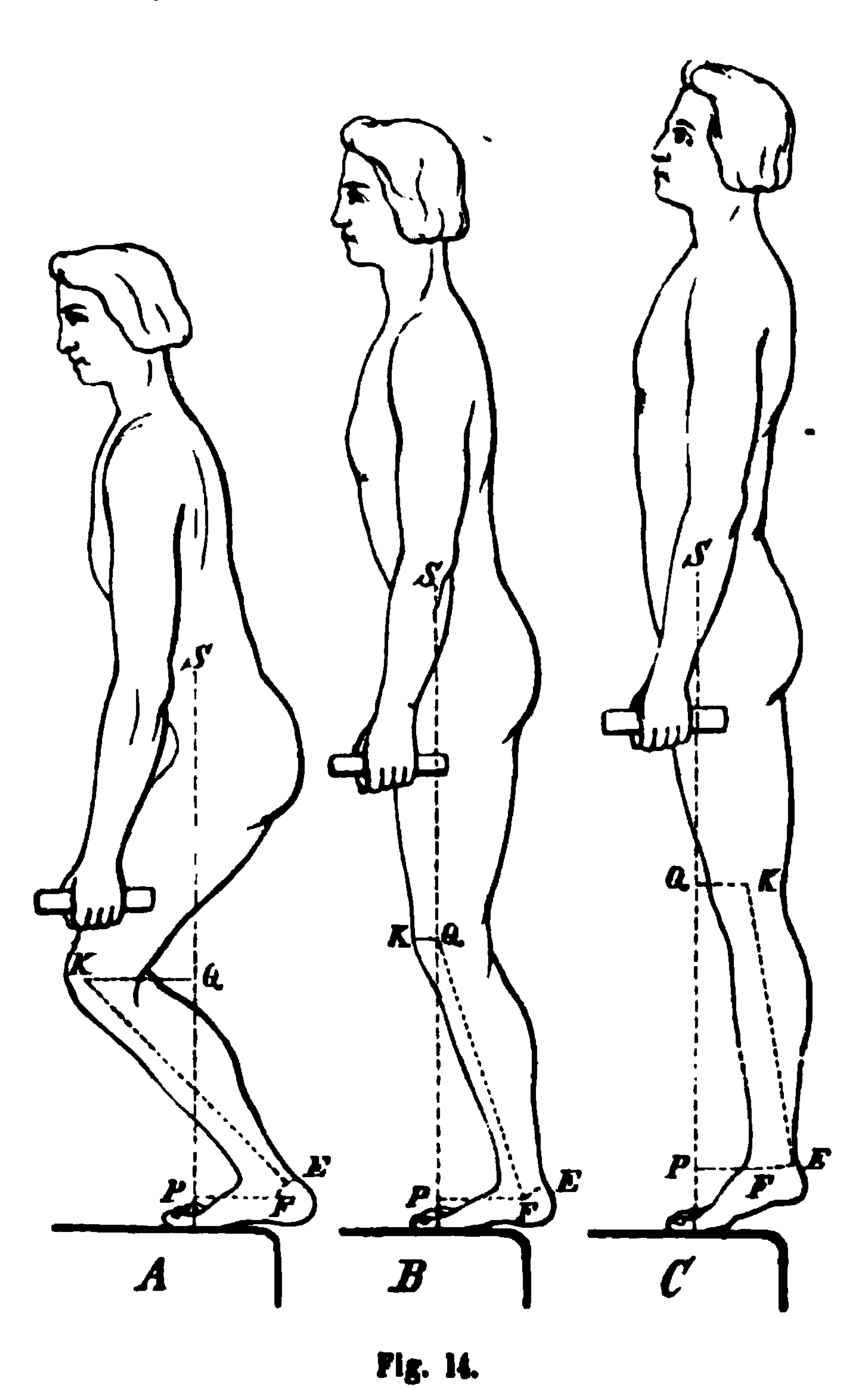


Fig. 14.

also die wirkliche Zusammenziehung erst beginnen, nachdem der Tetanus vollständig entwickelt ist. Sowie aber dies der Fall ist, beginnt auch die Entlastung der Strecker. In der That wird ja der Hebelarm der Schwere am Kniegelenk im Verlaufe der Streckung immer kleiner. Schon in der über *B* dargestellten Lage des Körpers ist er (*KQ*) fast Null geworden und das Moment der Schwere wird also ebenfalls immer kleiner. Da aber der Hebelarm, an welchem die Strecker wirken, wohl annähernd konstant bleibt, so kann die Spannung derselben abnehmen, wie es der einfach elastischen Zusammenziehung bei gleichbleibendem Erregungszustande entspricht, ohne dass das Uebergewicht der streckenden Muskelwirkung über die beugende Wirkung der Schwere aufhört. Im letzten Stadium der Bewegung (s. *C* Fig. 14) geht sogar das Loth durch den Schwerpunkt vor der Axe des Kniegelenkes vorüber, so dass die Strecker desselben vollständig erschlafft sein dürfen, da ihnen gar kein Moment der Schwere mehr zur Last fällt. In der That kann man auch an einem aufstehenden Menschen leicht fühlen, dass nach vollständiger Erhebung die Kniescheibe ganz locker sitzt, d. h. die Strecker völlig entspannt sind.

Aehnlich wie die Strecker des Kniegelenkes verhält sich bei dieser Bewegung der Musculus soleus, dessen Zugrichtung etwa in die Gerade vom Fersenhöcker nach der Drehaxe des Kniegelenkes (*KE* Fig. 14) fallen mag. Das Moment seiner Spannung muss am Sprunggelenke (dessen Axe mit *F* in Fig. 14 angedeutet ist) dem Moment der Schwere Gleichgewicht halten resp. es überwinden. Nun bleibt der Hebelarm der Schwere am Sprunggelenk *FP* offenbar konstant, so lange der Fuss wagrecht steht, aber in diesem Stadium der Bewegung wird der Hebelarm der Muskelspannung (*FE*) grösser, da sich die Achillessehne vom Sprunggelenke etwas abhebt, und aus diesem Grunde muss anfangs die Spannung sehr gross sein, so dass sich der Tetanus vor der Verkürzung vollständig entwickelt und sie darf dann abnehmen, ohne dass das Moment verkleinert würde. Wenn dann im weiteren Verlaufe der Bewegung die Ferse erhoben wird, so wird der Hebelarm der Schwere (s. *FP* in der über *C* gezeichneten Lage) kleiner und aus diesem Grunde nimmt das Moment der Schwere selbst ab, so dass die Spannung des Soleus noch kleiner werden kann, ohne von der Schwere überwunden zu werden. Ganz Null darf allerdings die Spannung des Soleus auch am Schlusse der Bewegung nicht werden, wie dies bei den Kniestreckern der Fall war.

## III. Zweigelenkige Muskeln.

Bekanntlich überspringen viele Muskeln der Gliedmassen zwei oder sogar mehr als zwei Gelenke und können somit auf sie drehend wirken. Diese Einrichtung findet sich so durchgängig bei allen Wirbelthieren mit reichgegliederten Extremitäten, dass ihr unzweifelhaft eine besondere teleologische Bedeutung zukommen muss. Es bieten sich in dieser Richtung verschiedene Erwägungen dar. Erstens ist die einfache Thatsache, dass derselbe Motor abwechselnd für zwei verschiedene Bewegungen gebraucht werden kann, ein grosser Vortheil, wie aus folgender Betrachtung erhellt. Wenn verlangt wird, dass bei Streckung des Hüftgelenkes einerseits und bei Beugung des Kniees andererseits an einem bloss mit eingelenkigen Muskeln versehenen Bein ebenso viel Arbeit verfügbar sein sollte, so müsste offenbar erstens am Hüftgelenk ausser seinen wirklich vorhandenen eingelenkigen Muskeln noch eine dem Semitendinosus, Semimembranosus und langen Bicepskopfe gleiche Muskelmasse vorhanden sein, da ja die zu leistende Arbeit der ganzen Muskelmasse — nicht etwa bloss dem Querschnitte — proportional ist und andererseits müsste auch am Kniegelenk neben den eingelenkigen Beugern eine jenen drei Muskeln gleiche Masse noch einmal eingelenkig angebracht sein. Die ganze Muskelmasse des Beines wäre also um den ganzen Betrag der zweigelenkigen Beuger zu vergrössern. Freilich könnten jetzt die Kniegelenkmuskeln vollständig ruhen, während das Hüftgelenk zu strecken ist und die Hüftgelenkmuskeln könnten ruhen, während das Kniegelenk gebeugt wird. Da aber jeder Muskel wie eine zum Gebrauch bereit stehende Dampfmaschine auch während der Ruhezeit einen fortwährenden Aufwand von Brennmaterial erfordert, so würde die Einrichtung, ganz abgesehen von der Erschwerung und Vergrösserung des Gliedes auch eine Verschwendung von Brennmaterial herbeiführen. Man könnte allerdings hiergegen einwenden, dass, wenn ein zweigelenkiger Muskel nur am einen Gelenke arbeiten soll, sein Moment am andern Gelenke durch Spannung von eingelenkigen Antagonisten im Gleichgewichte gehalten werden muss, was im Allgemeinen wohl nie ohne einige Erregung und folgeweise Steigerung des Materialverbrauches über den in der Ruhe stattfindenden Werth hinaus geschehen kann. Wenn z. B. Semimembranosus, Semitendinosus und Biceps lediglich streckend am Hüftgelenk wirken sollen, so muss ihr Moment am Kniegelenk durch Spannung der Vasti aufgewogen werden. Nun ist aber sicher der Materialverbrauch zur blossen Aufrechterhaltung einer gewissen Span-

nung sicher bedeutend kleiner als der Verbrauch bei wirklicher Arbeitsleistung. Es kann daher wohl sein und ist sogar sehr wahrscheinlich, dass dieser Aufwand zur Aequilibrirung der zweigelenkigen Muskeln am ruhig bleibenden Gelenke im Grossen und Ganzen doch weit zurücksteht hinter dem, welcher durch die Vermehrung der gesammten Muskelmasse eingeführt würde, welche erforderlich sein würde, wenn lediglich eingelenkige Muskeln an jedem Gelenke dieselbe Arbeit sollten leisten können. Dieser Vermuthung kommt noch der Umstand zu Hülfe, dass die eingelenkigen Antagonisten, die ja doch einmal für andere Zwecke vorhanden sein müssen, im Allgemeinen kürzere Fasern haben und also schon bei geringer Dehnung bei mässiger Erregung eine grosse Spannung erreichen. Mit Hülfe der neueren myothermometrischen Methoden dürfte es wohl gelingen, diesen Betrachtungen auch eine numerische Grundlage zu varschaffen.

Wichtig für die teleologische Bedeutung der zweigelenkigen Muskeln ist jedesfalls auch der Umstand, dass die Spannung, welche ihnen durch Stellung des einen Gelenkes ertheilt wird, auf das andere Gelenk wirken kann. Dieser Umstand ist schon von Borelli beachtet. Er zeigt (prop. 28 u. 29), dass man bei senkrecht gehaltenem Femur und wagrechter Tibia an der Ferse ein grösseres Gewicht tragen kann, wenn das Becken im Hüftgelenk vorn übergebogen ist, als wenn der Rumpf aufrecht steht. Im ersten Falle sind nämlich die zweigelenkigen Flexores genu mehr gedehnt und haben also bei gleichem Erregungszustande eine grössere Spannung. Dieser Umstand kann möglicherweise auch für die dynamische Ausnutzung der Arbeit von Bedeutung werden. Der dynamische Erfolg der Zusammenziehung eines Muskels ist nämlich um so grösser, von je grösserer Länge die Zusammenziehung ausgeht. Nun könnten gewisse periodisch wiederholte Bewegungen so verlaufen, dass bei einem Akte derselben zweigelenkige Muskeln im ruhenden Zustande durch sehr geringfügige Arbeit anderer Muskeln am einen Gelenke gedehnt werden und dass sie sich dann von dieser gedehnten Länge aus im zweiten Akte mit um so grösserer Energie kontrahirten. Auf diese Art könnten z. B. die Gastrocnemii beim Gehen sehr zweckmässig[1] als zweigelenkige Muskeln verwendet werden, wenn sich zeigen liesse, dass dieselben im ersten Stadium der Ausstreckung des Schenkels, wo sich die Streckung auf das Kniegelenk beschränkt, noch im ruhenden Zustande wären. Dann würde in diesem Stadium

1 A. Fick, Untersuchungen über Muskelarbeit S. 39. Basel 1867.

ein ganz kleiner Bruchtheil der Arbeit der Schenkelstrecker auf ihre Ausdehnung verwandt werden und sie könnten dann mit um so viel grösserer Kraft hernach im zweiten Stadium bei Streckung des Sprunggelenkes mitwirken. Ihr grosses Moment am Kniegelenk würde in diesem Stadium der Bewegung nicht einmal mehr den Schenkelstreckern zur Last fallen, sondern durch die Schwere aufgewogen werden, da zu dieser Zeit der Schwerpunkt des Körpers schon vor die Kniegelenkaxe fällt.

So beginnt man z. B. auch einen Steinwurf mit pronirtem Vorderarm. Dadurch wird nämlich der Biceps mehr ausgedehnt und kann also energischer bei der Adduktion des Humerus mitwirken.

Die zweigelenkigen Muskeln haben aber auch eine zweckmässige Verwendung — was auf den ersten Blick als eine Paradoxie erscheint — bei solchen Bewegungen, wo das eine Gelenk im Sinne einer Zusammenziehung, das andere im Sinne einer Ausdehnung derselben gedreht wird. Wenn dabei die Längenänderungen in entgegengesetztem Sinne durch die beiden Gelenkdrehungen gleich viel betragen, so leistet der zweigelenkige Muskel keine Arbeit, sondern wirkt wie ein rein physikalisch elastischer Strang. Diese Wirkung besteht nämlich darin, dass ein Theil der Arbeit, welche gewisse, bloss das eine Gelenk überspringende Muskeln leisten, durch die Spannung des Stranges auf das andere Gelenk übertragen wird. Es könnte nun vom teleologischen Standpunkt scheinen, als liesse sich in dieser Funktion der zweigelenkige Muskel durch einen blossen biegsamen und möglichst wenig dehnbaren Faden — etwa einen Sehnenstrang — mit Vortheil ersetzen, da ein solcher jeden erforderlichen Spannungsgrad durch geringfügige Dehnung gleichsam von selbst annimmt und behauptet, ohne dass ein Verbrauch von Brennmaterial zur Erhaltung der bestimmten Spannung wie beim Muskel erforderlich ist. In der That wäre auch unzweifelhaft die Verwendung eines bloss physikalisch elastischen Stranges zweckmässig, wenn es sich um einen Mechanismus handelte, bei dessen Gebrauch mit einer gewissen Stellung des einen Gelenkes immer dieselbe Stellung des andern verknüpft sein dürfte. Ein solcher elastischer Strang von grossem Elasticitätsmodulus nämlich lässt bei einer gewissen Stellung des einen Gelenkes nur gewisse Stellungen des andern zu, die eben keine merkliche Dehnung des Stranges verlangen. Solche Einrichtungen sind (wenn ich nicht irre) in den Extremitäten der Vögel, wo es es auf eine ganz einseitige Leistung abgesehen ist, vielfach verwirklicht. Soll aber der Mechanismus eines vielseitigeren Gebrauches fähig sein, so kann der Erfolg einer Uebertragung der

Arbeit nur erzielt werden durch zweigelenkige Muskeln, d. h. durch elastische Stränge, welche die Fähigkeit haben, bei sehr verschiedener Länge in weiten Grenzen jeden beliebigen Spannungsgrad annehmen und aufrecht halten zu können.

Der vorstehende Gedankengang ist in einer besonderen Untersuchung von EUGEN FICK[1] mit Bezug auf den Rectus femoris genau numerisch durchgeführt. Vor Allem ist durch Beobachtung am lebenden Menschen festgestellt, dass dieser Muskel bei gleichzeitiger Ausstreckung des Hüft- und Kniegelenkes, wie sie zur Erhebung des Rumpfes aus kauernder Stellung geschieht, wirklich im erregten Zustande ist. Weiter ist durch Messungen festgestellt, dass dabei die Länge des Muskels kaum merklich geändert wird, er also selbst zu der Arbeit der Erhebung des Schwerpunktes unmittelbar fast nichts beiträgt. Dahingegen wird gezeigt, dass eine sehr bedeutende Arbeit durch seine Vermittelung von Seiten der Hüftextensoren (Glutaeus etc.) am Kniegelenke geleistet wird. Sie wird auf etwa $^1/_{12}$ der ganzen zur Erhebung des Schwerpunktes erforderlichen Arbeit geschätzt. In der citirten Abhandlung wird endlich noch der Vortheil erörtert, den der Organismus davon hat, wenn die Hauptmotoren mehr um die centraler gelegenen Gelenke angehäuft sind, wie es eben durch die Uebertragung ihrer Arbeit auf weiter peripherisch gelegene Gelenke ermöglicht wird. Wäre z. B. kein zweigelenkiger Strecker vorhanden und statt dessen ein entsprechender Theil der Hüftgelenkmuskeln eingelenkig am Kniegelenk angebracht, so würde die Kniegegend erschwert werden und es müsste also bei jedem Schritt auf ansteigender Bahn eine grössere Last vergeblich um den Betrag erhoben werden, um welchen eben die Kniegegend beim Aufsetzen des Fusses wieder sinkt. Dieser Erwägung kann noch die hinzugefügt werden, dass, je weiter peripheriewärts eine Muskelmasse an der Extremität angebracht ist, desto grösser ihr Trägheitsmoment bezüglich der Drehaxen des centralsten Gelenkes ist, was also rasche Bewegungen hervorzubringen und zu hemmen erschweren würde.

## IV. Maass der möglichen Arbeit des Muskels am Gelenke.

Um sich von der ganzen Arbeit, welche ein Muskel an einem Gelenke zu leisten vermag, eine annähernde Vorstellung zu verschaffen, muss man vor allen Dingen wissen, um welchen Betrag sich derselbe vermöge des Bewegungsumfanges des Gelenkes zusam-

---

1 EUGEN FICK, Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1879. S. 201.

menziehen kann oder mit andern Worten, durch welche Wegstrecke der Angriffspunkt seiner Spannung dieser Spannung folgen kann. Man müsste zu diesem Ende erstens dem Gelenke diejenige Stellung geben, bei welcher der Ansatz des Muskels von seinem Ursprunge möglichst fern ist und die Entfernung messen; dann müsste man die Stellung suchen, bei der Ansatz und Ursprung einander möglichst nahe sind und diese kleinste Entfernung müsste von der grössten abgezogen werden. Die Differenz wäre die gesuchte Wegstrecke oder die mögliche Kontraktionsgrösse. Am bequemsten kann die Bestimmung dieser Grösse auf folgende Art ausgeführt werden: Man steckt an einem Gelenkpräparate in die Ansatzstelle des Muskels ein Häkchen und bindet daran einen Faden, der durch ein an der Ursprungsstelle befestigtes Ringelchen gezogen ist; dieser Faden geht nun über eine an dem den Ursprungsknochen tragenden Stative befestigte Rolle und wird durch ein an seinem Ende angebrachtes mässiges Gewicht in Spannung erhalten. Man sucht jetzt durch Probiren diejenige Stellung des Ansatzknochens, bei welcher das den Faden spannende Gewicht am höchsten steht, und hierauf diejenige, bei welcher es am tiefsten steht. Die Differenz dieser beiden Höhen, welche an einem Maassstabe ohne Weiteres abgelesen werden kann, ist offenbar die gesuchte Differenz zwischen der grössten und kleinsten möglichen Länge des Muskels.

Exakte Messungen dieser Art sind vor Kurzem von EUGEN FICK[1] an einigen Schulter und Ellenbogenmuskeln ausgeführt worden und mögen ihre Zahlenergebnisse in den nachstehenden Tabellen Platz finden, die ohne weitere Erklärung verständlich sein dürften.

Bewegungen im Schultergelenk.

| Name des Muskels. | | Lage des Humerus, wenn der Muskel maximal verkürzt ist. | Lage des Humerus, wenn der Muskel möglichst gedehnt ist. | Unterschied zwischen der grössten u. kleinsten Länge des Muskels. |
|---|---|---|---|---|
| 1. Coracobrachialis . . . | | flex., add., rot. n. innen | ext. abd. rot. n. aussen (spur.) | 76 mm. |
| 2. | Infraspinatus I. | flex. (wenig) abd. (max.) rot. aus | ext. (wenig) abd. (wenig) rot. in. | 61 |
| 3. Infraspinatus . | II. | flex. (wenig) abd. (viel) rot. aus. | ext. abd. rot. in. | 65 |
| 4. | III. | flex. u. abd. (etwa 35°) rot. aus. | — abd. rot. in. | 64 |

[1] Arbeiten aus dem physiologischen Laboratorium der Würzburger Hochschule. Herausgegeben von A. FICK. IV. Würzburg 1878.

Bewegungen im Schultergelenk.

| Name des Muskels. | | Lage des Humerus, wenn der Muskel maximal verkürzt ist. | Lage des Humerus, wenn der Muskel möglichst gedehnt ist. | Unterschied zwischen der grössten u. kleinsten Länge des Muskels. |
|---|---|---|---|---|
| 5. Teres major . | I. | ext.(wenig) add. (spur) | flex.(max.) abd. (etwas) | 112 mm. |
| 6. | II. | rot. in. | rot. aus. | 116 |
| 7. Supraspinatus . | I. | flex. (max.) abd. | ext. (max.) add. rot. | 54 |
| 8. | II. | (wenig) rot. in. | in. (aber weniger) | 55 |
| 9. Subscapularis . | I. | rot. in. | rot. aus. | 58 |
| 10. | II. | rot. in. | ext. abd. (wenig) rot. | 57 |
| 11. | III. | | aus. | 52 |
| 12. | IV. | ext. abd. (etwa 30°) | flex. abd. (90°) rot. | 73 |
| | | rot. in. | aus. | |
| 13. Cap. long. bicip. . . . | | flex. rot. in. | ext. add. rot. aus. | 40 |
| 14. Cap. brev. bicip. . . . | | flex. add. rot. in. | ext. abd. rot. aus. | 64 |
| 15. Cap. long. tricip. . . . | | ext. | flex. abd. (s. wenig) | 68 |
| | | | rot. aus. (wenig.) | |

Bewegungen im Ellenbogengelenk.

| Name des Muskels. | Mögliche Verkürzung durch Beugung und Streckung bei | | Mögliche Verkürzung durch Pro- und Supination bei | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | pronirtem Radius | supinirtem Radius | gestrecktem Unterarm. | rechtwinkl. gebeugtem Unterarm. | ganz gebeugtem Unterarm. |
| 1. Cap. breve bicip. . . | 77 mm. | 81 mm. | 2 mm. | 13 mm. | 8 mm. |
| 2. Cap. long. bicip. . . | 77 | 82 | 3,5 | 16,5 | 11 |
| 3. Cap. long. tricip. . . | 43 | | — | — | — |
| 1. Cap. breve bicip. . . | 85 | | 8 | 25 | 14 |
| 2. Cap. long. tricip. . . | 51 | | — | — | — |

Schon im Jahre 1851 hat Ed. Weber[1] ähnliche Messungen und zwar fast für sämmtliche Skelettmuskeln des Körpers ausgeführt. Leider fehlen gerade die von Fick behandelten Muskeln bei Weber zum grossen Theil, so dass man nur für Biceps und Cap. long. tricipitis die Resultate vergleichen kann. Hier hat nun Weber die Verkürzung erheblich kleiner gefunden, nämlich für den Biceps (kurzer und langer Kopf sind nicht unterschieden) 86 und für den langen Kopf des Triceps 92. Nach E. Fick's Bestimmungen käme dem Caput longum bicipitis wenn man die Verkürzungen an den beiden

1 Ed. Weber, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Mathem.-phys. Kl. 1851.

Gelenken (40 und 81) addirt, eine Verkürzungsmöglichkeit von 121 mm. zu und dem Cap. long. tricipit. (68 + 43 =) 111 zu.

Aber auch die Verkürzungen anderer Muskeln scheinen von WEBER kleiner angegeben, wie sie sich nach der von FICK angewandten Methode finden würden. Man kann nämlich eine Vergleichung auch für die von WEBER nicht berücksichtigten Muskeln durchführen mit Hülfe eines von WEBER aus seinen Messungen gefolgerten Gesetzes, welches dahin lautet, dass die maximale Länge der Fleischfasern eines Muskels ungefähr das Doppelte ihrer minimalen Länge beträgt oder mit andern Worten: die Fleischfasern aller Muskeln sind so lang, dass sie sich vermöge des Bewegungsumfanges der Gelenke, auf welche sie wirken, von der grössten Länge, zu welcher sie gedehnt werden können, gerade etwa um die Hälfte dieser Länge verkürzen können. In der angezogenen Arbeit giebt nun WEBER eine Tabelle von der maximalen Länge der Fleischfasern, welche auch die von FICK auf ihre Verkürzung geprüften Schultermuskeln umfasst. Hier ist die grösste Länge einer Faser des Coracobrachialis mit 61,5 mm. verzeichnet, während FICK als mögliche Verkürzung dieses Muskels 76 mm. (!) gefunden hat. Die längste Faser des Supraspinatus giebt WEBER zu 65 mm. an, so dass nach seinem Gesetze eine Verkürzung von 32 mm. zu erwarten wäre. FICK fand sie = 58 mm. u. s. f. Diese Widersprüche können nicht durch blosse individuelle Verschiedenheiten der der Messung unterworfenen Leichen erklärt werden. Vielmehr ist es wahrscheinlich, dass die Methode, nach welcher WEBER die grösste Länge und die Verkürzung bestimmt hat, kleinere Zahlen liefern musste. Diese Vermuthung wird auch noch dadurch bestätigt, dass GUBLER[1], der auf meine Veranlassung schon vor längeren Jahren solche Messungen anstellte, meist weit grössere Verkürzungen erhalten hat, als nach dem WEBER-schen Gesetze zu erwarten waren. Jedesfalls verdient dieser von WEBER zuerst ins Auge gefasste fundamentale Punkt der speciellen Bewegungslehre die volle Aufmerksamkeit der deskriptiven Anatomie. Der Gedanke WEBER's, dass zwischen der grössten und kleinsten möglichen Länge der Fleischfasern eine gesetzliche Beziehung von allgemeiner Geltung besteht, hat sehr grosse Wahrscheinlichkeit, da anzunehmen ist, dass eine Fleischfaser, welche nicht oft in gewissem Maasse gedehnt und zusammengezogen wird, an ihren Enden allmählich verödet und sich theilweise in eine Sehnenfaser verwandelt.

---

1 GUBLER, Ueber die Längenverhältnisse der Fleischfasern einiger Muskelfasern. Zürcher Inauguralabhandlung 1860.

Ist die Verkürzung, welche der Gelenkmechanismus zulässt, bekannt und ist erwiesen, dass die kleinste Länge durch vollständige Entspannung im erregten Zustande auch wirklich erreichbar ist, so kann man sich sofort von der Arbeit, welche der Muskel an diesem Mechanismus zu leisten vermag, eine deutliche Vorstellung bilden, wenn man über die Anfangsspannung und über die Dehnungskurve geeignete Annahmen macht. Lässt man z. B. diese in erster Annäherung für eine gerade Linie gelten, und nimmt an, dass mit der vollen Zusammenziehung die Spannung auf Null herabsinkt, so ist die bei einer Zusammenziehung nach vollentwickeltem Tetanus mögliche Arbeit zu messen durch den Flächeninhalt eines Dreiecks, dessen Grundlinie die Anfangsspannung und dessen Höhe die Zusammenziehung ist, oder sie ist gleich dem halben Produkt aus Anfangsspannung und Verkürzung, also ceteris paribus der Verkürzung proportional. Die Anfangsspannung selbst ist aber alles Uebrige gleichgesetzt proportional dem Querschnitt des Muskels resp. desjenigen Muskeltheiles, welcher für diese Betrachtung als wirkende Einheit betrachtet werden muss.

An der Hand der S. 289 mitgetheilten Zahlen lassen sich über die Arbeit mehrgelenkiger Muskeln noch einige Bemerkungen machen. Das Caput longum bicipitis z. B. kann eine Verkürzung von 40 mm. durch Drehung des Schultergelenkes und von 81 mm. durch Bewegung in den Ellenbogengelenken (Beugung und Supination) erleiden, im Ganzen also 121 mm. Es ist nun kaum zu bezweifeln, dass die Fasern des Biceps dieser vollen Verkürzung ohne Faltung fähig sind, ja sie vermögen wahrscheinlich auf der Höhe des erregten Zustandes bei dieser Verkürzung immer noch eine merkliche Spannung auszuüben. Um sich davon zu überzeugen, bringe man den Arm in die Lage, bei welcher der Biceps das Minimum seiner Länge hat, Schultergelenk in Flexion und Rotation nach innen, Ellenbogengelenk in Flexion Radioulnargelenk in Supination, man wird jetzt immer noch durch willkürliche Anstrengung im Biceps eine für den zufühlenden Finger der andern Hand wahrnehmbare Spannung hervorbringen können. Sehen wir indessen von dieser gewiss nicht mehr grossen Spannung ganz ab und nehmen der Einfachheit wegen an, der lange Kopf des Biceps erreiche das von den Gelenken zugelassene Minimum seiner Länge mit der Spannung Null, und er habe für eine in runder Zahl um 120 mm. grössere Länge bei vollentwickeltem Tetanus eine Spannung $= P$ kg. Stellen wir diese durch die Linie $OM$ (Fig. 15) dar und errichten wir in $O$ eine senkrechte $OL$ so lang als die Verkürzung beträgt (in der Figur ist, um Raum zu

sparen, der Maassstab auf die Hälfte reducirt), so ist $LM$ die Dehnungskurve des Biceps, wenn wir dieselbe für eine gerade Linie gelten lassen, und der Flächenraum des Dreiecks $LOM = \frac{1}{2} . P . 120$ Kilogrammeter, ist die Arbeit, welche der Bicepskopf bei seiner ganzen Verkürzung an beiden Gelenken zu leisten vermag. Es wäre aber ein grosser Irrthum, wenn man glauben wollte, von dieser Arbeit könnte auf das Schultergelenk unter allen Umständen nur $\frac{40}{120}$ (d. h. $\frac{1}{3}$) und auf das Ellenbogengelenk $\frac{80}{120}$ (also $\frac{2}{3}$) verwendet werden, weil von der ganzen Kontraktion (= 120 mm.) 40 mm. auf die Drehung im Schultergelenk, 80 mm. auf die Drehung im Ellenbogengelenk entfallen. Es kann vielmehr in Wahrheit auf das Schultergelenk weit mehr als $\frac{40}{120}$ verwendet werden. Es kommt ganz darauf an, in welcher Reihenfolge die beiden Gelenke durch den Biceps bewegt werden. Wird z. B. zuerst das Schultergelenk gedreht, während der Muskel sich von seiner grössten Länge bis zu einer um 40 mm. kleineren kontrahirt, so wird auf dies Gelenk eine Arbeit verwandt, welche sich bemisst durch den Flächeninhalt des Trapezes $OrsM$, wenn das Stück $Or$ 40 mm. vorstellt. Dieser Flächenraum ist aber $= \frac{1}{2} (120 - \frac{2}{3} \times 80) P = \frac{1}{2} . 67 . P$, also bedeutend grösser als der dritte Theil von $\frac{1}{2} . 120 . P$. Berücksichtigt man noch, dass die Dehnungskurve des Muskels in Wahrheit nicht die gerade Linie $LM$, sondern eine krumme Linie, etwa vom Verlaufe der punktirten ist, so stellt sich die berechnete Arbeit als ein noch grösserer Bruchtheil von der gesammten bei voller Zusammenziehung geleisteten Arbeit heraus. Analoge Betrachtungen lassen sich natürlich in Bezug auf andere mehrgelenkige Muskeln anstellen.

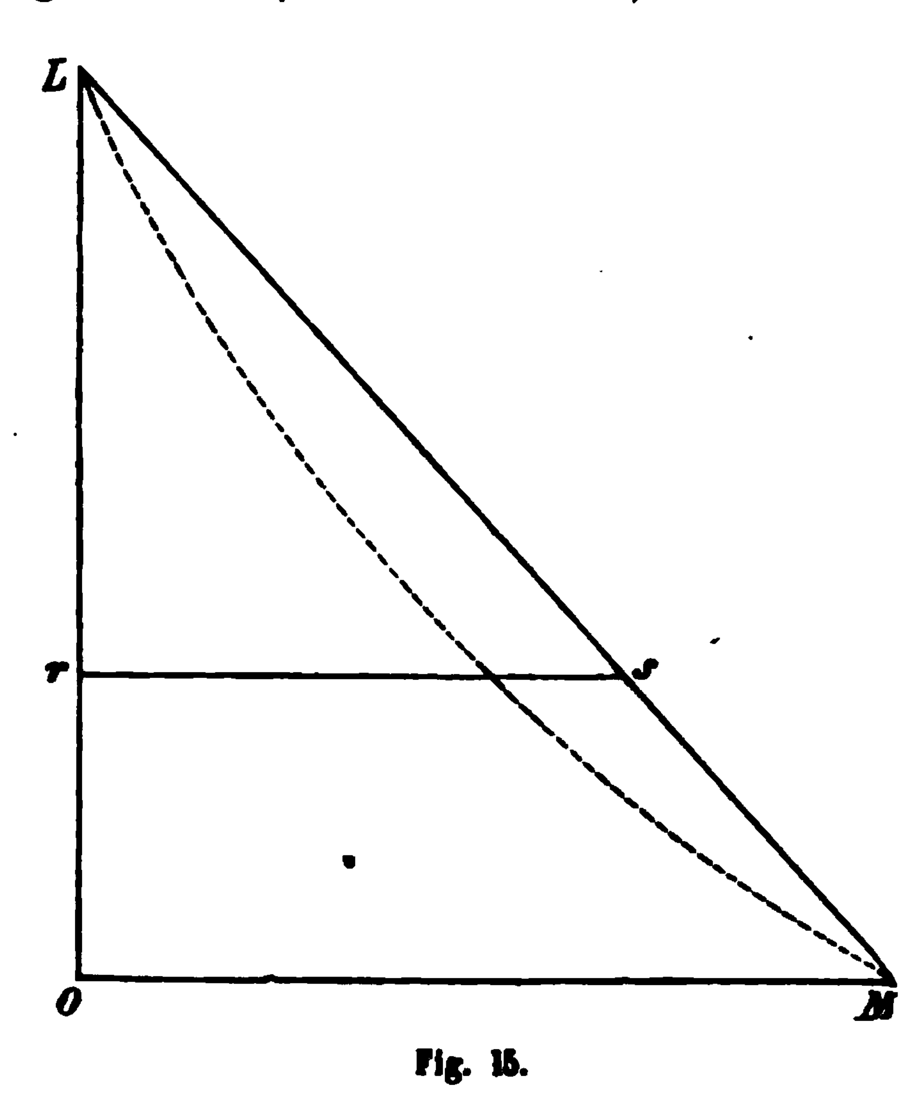


Fig. 15.

Die in diesem Capitel zusammengestellten allgemeinen Lehren über den dynamischen Effekt der elastischen Kräfte der Muskeln an den Gelenken sind freilich noch sehr lückenhaft, aber sie zeigen, wie mir scheint, dass hier ein sehr dankbares Feld der Untersuchung noch fast ganz unbebaut liegt. Es bietet eine Fülle von Einzelproblemen, welche einer ebenso leichten als zierlichen Lösung fähig sind.

# SECHSTES CAPITEL.

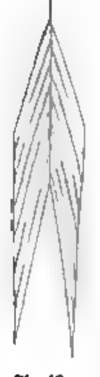
# Statische Momente der Muskelkräfte an den Gelenken.

## I. Definition der Muskeleinheit.

Mehr als die dynamischen sind bis jetzt die statischen Probleme der Muskelmechanik bearbeitet worden. Es handelt sich dabei um die Frage, in welcher Bahn, in welchem Sinne und mit welcher Kraft strebt ein oder mehrere Muskeln den Knochen, an dem sie befestigt sind, in einer bestimmt angenommenen Lage zu bewegen, wenn auch noch die Spannung der Muskelfasern bekannt vorausgesetzt ist, d. h. eine wie gerichtete und wie grosse andere Kraft würde unter den durch das Gelenk gesetzten Bedingungen im gewählten Augenblicke den Muskelspannungen Gleichgewicht halten. Oder man kann auch die umgekehrte Frage stellen: in einer bestimmten Lage greife eine bestimmte Kraft den beweglich gedachten Knochen an, welcher Muskel oder welche Muskeln müssen in Spannung versetzt werden und in welchem Grade, um der angenommenen Kraft Gleichgewicht zu halten.

Um sich über diese Fragen zu orientiren, muss vor Allem festgesetzt werden, welche anatomischen Gebilde als mechanische Einheiten gelten sollen. Streng genommen ist jede einzelne Muskelfaser eine solche, da im Allgemeinen die Spannungen verschiedener Muskelfasern an Intensität und Richtung verschieden sein werden. Es würde aber zu einer unübersehbaren Verwickelung der Aufgaben führen und man wird Komplexe von Muskelfasern zweckmässig als wirkende Einheiten zusammenfassen. Dabei kann aber die anatomische Benennung solcher Komplexe mit einem Namen nicht wohl maassgebend sein. In der That fasst die Anatomie häufig unter einem Namen muskulöse Gebilde zusammen, deren verschiedene Theile sehr verschiedenartig auf das Gelenk wirken, oft sogar fast vollständig antagonistisch, wie dies z. B. für den Musculus deltoideus der Fall ist. Auch lässt sich zeigen, dass die verschiedenen Theile solcher Muskeln im Leben keineswegs als mechanische Einheiten verwendet werden, vielmehr ist bei der einen Bewegung dieser, bei einer andern jener Theil in Thätigkeit. Endlich würde in vielen Fällen gar keine Resultante der Spannungen sämmtlicher Fasern

existiren, so dass es also überhaupt unmöglich wäre, die Gesammtspannung des Muskels als eine Kraft in die Rechnung einzuführen. Man muss demnach viele einheitlich benannte Muskeln für die mechanische Betrachtung in mehrere Theile zerlegen. Jeder Theil muss vor Allem so beschaffen sein, dass die Spannungen seiner sämmtlichen Fasern eine Resultante haben. Dies ist sicher dann der Fall, wenn die Richtungen der Fasern sich in einem Punkte schneiden, der übrigens auch in unendlicher Ferne liegen darf. Eine Resultante der sämmtlichen einzelnen Faserspannungen wird auch dann existiren, wenn der Faserkomplex „gefiedert" ist, etwa nach dem Schema der Fig. 16, was wohl keines besonderen Beweises bedarf. Hier müssen nur die Werthe der Spannungen der Bedingung genügen, dass immer die Resultirende der Spannungen zweier in der Mittelsehne sich treffender Fasern in die Richtung dieser Mittelsehne fällt.


Fig. 16.

Es wird in allen Fällen leicht möglich sein, einen von der deskriptiven Anatomie einheitlich benannten Muskel, der mechanisch nicht als Einheit behandelt werden kann, in solche Stücke passend zu zerlegen, deren Fasern entweder annähernd auf einen Punkt konvergiren oder gefiedert angelegt sind, so dass eine Resultante aller Spannungen angegeben werden kann. Auch wird es, wenn man die Theilstücke nicht allzugross wählt, immer erlaubt sein, als Richtung der Resultante die gerade Linie gelten zu lassen, welche zwei nach dem Augenmaasse in die Mitte der Ursprungsfläche und der Ansatzfläche des Faserbündels gesetzte Punkte verbindet.

In sehr vielen Fällen trifft übrigens die anatomische Benennung der Muskeln mit einem Namen solche Faserkomplexe, welche auch vom mechanischen Gesichtspunkte aus als Einheiten gelten müssen. Dies ist namentlich immer dann der Fall, wenn die Fleischmasse des Muskels an beiden Enden in eine strang- oder bandförmige Sehne ausläuft. Diese haben an den Knochen nahezu punktuelle Befestigung und die Verbindungslinie dieser Punkte ist selbstverständlich dann die Richtung der resultirenden Kraft. Bei manchen Muskeln dieser Art setzen sich die Sehnen tief in die Fleischmasse fort und die eigentlichen Muskelfasern sind viel kürzer als es auf den ersten Blick scheinen könnte. Solche Muskeln sind gewöhnlich von einer Seite her betrachtet gefiedert, von der andern rhomboidal. Ein ausgezeichnetes Beispiel derart hat man im Gastrocnemius, besonders in dem des Frosches. Der rhomboidalen Anordnung der Fasern

zwischen zwei Sehnen spricht merkwürdigerweise BORELLI[1] die Möglichkeit ab, einem Zug an der einen Sehne durch ihre Spannung Gleichgewicht halten zu können. Offenbar ist aber dies doch möglich, selbstverständlich nur unter Berücksichtigung der Inkompressibilität der Muskelmasse, deren Fasern sich gegeneinander drücken. BORELLI lässt nur in dem Falle die Möglichkeit gelten, dass durch den rhomboidalen Muskel eine Kraft am Knochen im Gleichgewicht gehalten werden könne, wenn seine Fasern zwischen zwei starren Balken überspringen. Dieser Fall ist in ausgezeichnet schematischer Weise am menschlichen Körper verwirklicht in den Mm. rhomboidei des Schulterblattes und etwas weniger einfach in den Mm. intercostales. Es soll indessen hier nicht näher eingegangen werden in die ziemlich einfachen Ueberlegungen, welche sich über Zugrichtung und Zugkraft solcher Muskeln anstellen lassen, weil die Mechanismen, auf welche sie wirken, ziemlich verwickelte geometrische Bedingungen der virtuellen Bewegungen setzen, die sich nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse nicht wohl allgemein und systematisch behandeln lassen. Bezüglich solcher Detailfragen mag hier hingewiesen werden auf ein Werk von HAUGHTON[2], in welchem zahlreiche einzelne Probleme derart mathematisch behandelt sind.

Sind nach den vorstehend entwickelten Grundsätzen die mechanischen Muskeleinheiten gewählt und die Richtungen der Resultanten bestimmt, so kann man an die Lösung der im Eingange dieses Capitels bezeichneten Probleme gehen. Die Intensität der in der Richtung der Resultante wirksam zu denkenden Kraft ist, wenn der Muskel aus lauter parallelen Fasern besteht, gleich zu setzen dem Produkte aus Querschnitt und der für die Flächeneinheit des Querschnittes entwickelten Spannung. Wenn die Fasern des Muskels konvergiren oder gefiedert oder rhomboidal angeordnet sind, so wäre das Produkt noch mit einem Coefficienten zu multipliciren, der von der besonderen Form abhängt, der aber in den wirklich zu betrachtenden Fällen kaum von der 1 merklich verschieden ist.

## II. Bestimmungen des Momentes am arthrodischen Gelenke bei gegebenen Spannungen.

Das allgemeinste und schwierigste der überhaupt bis jetzt in Angriff genommenen statischen Probleme der Muskelmechanik ist die vollständige Bestimmung der Richtung und Grösse einer Kraft,

1 BORELLI, Propos. V.
2 HAUGHTON, Principles of animal mechanics. 2. Aufl. London 1873.

welche an einem arthrodischen Gelenke in der Einheit der Entfernung vom Drehpunkt angebracht und senkrecht auf die Verbindungslinie ihres Angriffspunktes und des Drehpunktes wirkend der gegebenen Spannung eines oder mehrerer auf dasselbe Gelenk wirkender Muskeln Gleichgewicht hält. Man kann dieses Problem kurz bezeichnen als die Aufgabe, das „Moment" zu finden, welches die Spannung eines oder mehrerer Muskeln an einem arthrodischen Gelenke hervorbringt. Ist dies Problem gelöst, so ergeben sich die Lösungen der entsprechenden Probleme für zwangläufige Gelenke von selbst. Für die nicht zwangläufigen Gelenke (Sattelgelenke etc.), welche nicht Arthrodieen sind, hat man bis jetzt noch nicht versucht, die statischen Grundprobleme zu behandeln, dieselben haben übrigens auch vorläufig geringeres Interesse, da diese Gelenke von geringerer Bedeutung für die grossen Bewegungen sind und andererseits ihr Muskelapparat keine solche Mannigfaltigkeit darbietet wie der der grossen Arthrodieen.

Die soeben aufgeworfenen Fragen kann man auch mehr anschaulich so formuliren. Wenn ein an einem arthrodischen Gelenke angebrachter Muskel eine gewisse Spannung ausübt, um welche Axe strebt er dann das Gelenk zu drehen? und mit welcher Kraft? d. h. welche Winkelbeschleunigung würde er, wenn das Glied seiner Spannung frei überlassen würde, demselben im nächstfolgenden Zeitdifferential ertheilen? endlich: was wird eintreten, wenn mehrere Muskeln gleichzeitig gespannt sind? Soll die erste dieser Fragen nur ungefähr beantwortet werden, so kann man an einem Präparate den betreffenden Muskel mit der Hand ziehen und zusehen, in welcher Richtung sich das Glied zu bewegen anfängt. Man kann auch versuchen, am lebenden Menschen zu beobachten, wie sich das Glied bei Zusammenziehung des Muskels bewegt. Natürlich muss dafür gesorgt werden, dass sich die zu untersuchende Muskelparthie ausschliesslich zusammenzieht, was durch lokale elektrische Reize meist hinlänglich genau geschehen kann. In dieser Weise hat Duchenne die Wirkung fast sämmtlicher Muskeln des menschlichen Körpers sorgfältig untersucht und die Resultate der Untersuchung in seinem bewundernswerthen Werke[1] niedergelegt. So interessant diese Resultate auch sind, so kann in ihnen doch keine befriedigende Lösung der statischen Probleme der Muskelmechanik gefunden werden. Erstens nämlich wirkt bei solchen Versuchen wohl niemals die Spannung der gereizten Muskeln allein, denn es ist unmöglich, die bloss ela-

1 Duchenne, Physiologie des mouvements. Paris 1867.

stische Spannung der übrigen ruhenden Muskeln auszuschliessen und in weitaus der Mehrzahl der Fälle wirkt auch die Schwere des zu bewegenden Gliedes als fremde Kraft mit. Zweitens kann die Axe des Momentes oder die Axe, um welche der Muskel ein arthrodisches Gelenk zu drehen strebt, doch nur ungefähr nach dem Augenmaasse bestimmt werden und die Grösse des Momentes überhaupt gar nicht. Drittens endlich wird es nie möglich sein, auf dem Wege der Versuche mit elektrischer Reizung das resultirende Moment verschiedener Muskeln bei gegebenem Verhältnisse ihrer Spannungen zu ermitteln, denn wenn man auch mehrere Muskeln gleichzeitig reizen kann, so kann man doch nicht einen ganz bestimmten Spannungsgrad in jedem einzelnen willkürlich hervorbringen.

Um die Momente der auf ein arthrodisches Gelenk wirkenden Muskeln genau zu bestimmen, ist daher der einzige Weg Messungen an Präparaten von normal gebildeten Leichen anzustellen. Am einfachsten kann dies in folgender Weise ausgeführt werden. Bei einer wohl charakterisirten Stellung des Gelenkes bestimmt man in einem willkürlich gewählten System die rechtwinkligen Koordinaten der auf Punkte reducirten Ursprünge und Ansätze der Muskeln (im mechanischen Sinne des Wortes) und die Koordinaten des Drehpunktes. Es können dann durch einfache trigonometrische Rechnungen die Winkel gefunden werden, welche die Axe des Momentes eines Muskels mit den Koordinatenaxen bildet. In der That wird ja jeder Muskel für sich allein wirkend das Gelenk zu drehen streben um eine Axe, welche im Drehpunkt senkrecht steht auf der Ebene, welche die Richtung der Resultante des Muskels und den Drehpunkt enthält. Da man aber die Koordinatenwerthe von drei Punkten dieser Ebene kennt, nämlich des Ursprungs des Ansatzpunktes und des Drehpunktes, so kann man die Gleichung dieser Ebene sogleich hinschreiben und daraus die Winkel bestimmen, welche die auf ihr errichtete Normale mit den Koordinatenaxen bildet. Die Grösse des Momentes ist die Gesammtspannung des Muskels multiplicirt mit dem Arm des Momentes, d. h. dem vom Drehpunkt auf die Richtung der Resultante gefällten Perpendikel. Dies Produkt ist mit andern Worten die Kraft, mit welcher in der die Resultante und den Drehpunkt enthaltenden Ebene an einem der Längeneinheit gleichen Hebelarm senkrecht gezogen werden müsste, um der Muskelspannung Gleichgewicht zu halten.

Wenn die Axenrichtung und Grösse des Momentes für einen Muskel bestimmt ist, so bleibt noch der Sinn der Drehung anzugeben d. h. ob der Muskel den Knochen um die Axenrichtung nach der

einen oder der andern Seite herumzudrehen strebt. Dies kann aber durch die Angabe der Winkel zwischen der Axenrichtung und den Koordinatenrichtungen gleich mitbezeichnet werden, wenn man folgende Verabredung ein für allemal trifft, analog derjenigen, welche wir oben (S. 256) trafen bei der Darstellung der blossen Bewegung ohne Rücksicht auf die Kräfte: Als Axe des Momentes soll nicht die ganze nach beiden Seiten ins Unendliche gehende Gerade gelten, sondern nur eine vom Drehpunkt aus nach einer Seite ins Unendliche gehende Hälfte, und zwar diejenige, in welcher ein Beobachter mit den Füssen im Drehpunkte stehen müsste, wenn ihm die durch das Moment hervorgebrachte Drehung so erscheinen sollte, wie die Drehung des Zeigers einer Uhr, dessen Zifferblatt er vor sich hat. Denken wir uns also z. B. die auf der Ebene des Papieres senkrechte Richtung als Axenrichtung, so würde die Hälfte nach aufwärts „Halbaxe" eines Momentes sein, welches das Papierblatt so ↘ zu drehen strebt, während für ein Moment, welches so ↙ zu drehen strebt, als Halbaxe zu definiren wäre, die nach unten gerichtete Normale auf das Papier. Wenn jetzt ebenso die Koordinatenrichtungen nur nach einer Seite vom Ursprunge in Betracht gezogen werden, so bestimmen drei Winkel, deren Grösse von 0 bis 180° variiren kann, nicht nur die Axenrichtung, sondern auch den Sinn der Drehung. Ist z. B. eine Halbaxe durch drei spitze Winkel mit den positiven Koordinatenrichtungen bestimmt, so ist die Halbaxe des genau entgegengesetzten Momentes, dessen Halbaxe die Verlängerung der ersteren ist, bestimmt durch die drei stumpfen Nebenwinkel.

Es versteht sich von selbst, dass das Moment eines Muskels für jede Stellung des Gelenkes besonders bestimmt werden muss. Seine Grösse ändert sich sogar dann, wenn der Knochen um die Axe des Momentes selbst gedreht wird. Wenn irgend eine andere Stellungsänderung stattfindet, so wird auch die Halbaxe des neuen Momentes eine andere Lage haben. Sind die Koordinaten der Muskelursprünge und Ansätze für eine Lage bekannt, so kann übrigens für eine neue genau bestimmte Lage jedes Moment durch blosse Rechnung gefunden werden, ohne dass neue Originalmessungen nöthig wären. Denn man kann ja die neuen Koordinatenwerthe der Ansatzpunkte alsdann aus den alten berechnen und die Koordinaten der Ursprünge bleiben unverändert.

## III. Zerlegung des Muskelmomentes an der Arthrodie in drei Komponenten.

Man kann die Momente der auf eine Arthrodie wirkenden Muskeln noch auf eine etwas andere Art darstellen, welche sich aufs engste an die in der deskriptiven Anatomie gebräuchliche Bezeichnung der Muskelfunktionen anschliesst. Diese Darstellungsart beruht auf folgendem Lehrsatze der Mechanik: Wirken auf einen um einen Punkt drehbaren starren Körper mehrere Kräfte und trägt man auf den Halbaxen ihrer Momente vom Drehpunkt aus Strecken auf, welche der Grösse dieser Momente proportional sind, so stellt die nach der Regel des Kräfteparallelogrammes konstruirte Resultante — „geometrische Summe" — dieser Strecken durch ihre Länge die Grösse und durch ihre Richtung die Halbaxe des Momentes dar, welches durch das Zusammenwirken der Kräfte hervorgebracht wird. Was den Beweis dieses Lehrsatzes betrifft, so ist auf die Darstellungen der theoretischen Mechanik zu verweisen.

Man kann demnach auch umgekehrt ein gegebenes Moment nach der Regel des Kräfteparallelogrammes in komponirende Momente zerlegen. Offenbar hat dies umgekehrte Problem keine bestimmte Lösung, vielmehr kann die Zerlegung auf unendlich viele verschiedene Arten bewerkstelligt werden, so dass man noch einige Bedingungen willkürlich einführen kann. Insbesondere wird das Problem bestimmt, wenn man drei willkürliche Axenrichtungen festsetzt, und verlangt, das gegebene Moment soll in drei Komponenten zerlegt werden, deren Halbaxen in diese drei Richtungen fallen, denn es giebt nur ein Parallelepiped, welches das gegebene Moment (der Grösse und Richtung nach) zur Diagonale hat und dessen zusammenstossende drei Seiten in den angenommenen Richtungen liegen.

Wenn man also durch den Drehpunkt eines arthrodischen Gelenkes in bestimmter Stellung ein für allemal drei Richtungen festlegt, so kann man die Momente aller darauf wirkenden Muskeln auch so angeben, dass man für jeden die drei komponirenden Momente um jene drei Axen angiebt. Natürlich wird es sich empfehlen, die drei willkürlich zu wählenden Axen aufeinander senkrecht zu legen. Man kann nun drei aufeinander senkrechten Axenrichtungen eine solche besondere Lage geben, dass die Bestimmung eines Muskelmomentes durch die drei Komponenten um diese Axen mit der in der Anatomie gebräuchlichen Bezeichnungsweise der Muskelwirkung in Uebereinstimmung kommt. Man denke sich nämlich das arthrodisch verbundene Glied (Arm oder Bein) am aufrecht stehenden

Körper frei herabhängend und lege durch den Drehpunkt eine Richtung vertikal, die zweite horizontal, der Medianebene des Körpers parallel, die dritte ebenfalls horizontal auf die Medianebene senkrecht. Diese drei Richtungen mögen zugleich immer als Koordinatenrichtungen gebraucht werden. Es sind dieselben Richtungen, welche schon früher (S. 261) zur Beschreibung der Stellungsänderung der Gelenke benutzt worden sind. Die Komponente des Momentes eines Muskels um die sagittale Richtung wird man alsdann im Sinne der anatomischen Benennungsweise als das adduktorische resp. abduktorische Moment des Muskels bezeichnen können, die Komponente um die frontale Richtung als das flexorische resp. extensorische und die um die vertikale Richtung als das rotatorische Moment nach aussen resp. nach innen. Wenn ein gewisser Muskel nach der Schätzung mit dem Augenmaasse von der Anatomie richtig bezeichnet ist als Flexor mit der Nebenwirkung, etwas zu abduciren und ein wenig nach aussen zu rotiren, so wird die auf genaue Messungen gegründete Berechnung der Momentkomponenten herausstellen, dass die Komponente um die sagittale Richtung die grösste, das Moment um die frontale Richtung kleiner und das um die vertikale am kleinsten ist. Die Momentkomponenten haben auch eine wirklich physische Bedeutung. Die Komponente bezüglich einer bestimmten Axenrichtung würde nämlich das Moment des Muskels schlechthin sein, wenn durch irgend eine Veranstaltung das Gelenk für einen Augenblick in ein zwangläufiges verwandelt wäre, welches nur um die betreffende Axenrichtung Drehung gestattete.

Bei der in Rede stehenden Angabe des statischen Momentes eines Muskels durch drei Komponenten muss natürlich noch in bequemer Weise bezeichnet werden, in welchem Sinne jede Komponente das Glied um die Axenrichtung dreht. Zu diesem Ende müssen in jeder der drei Axenrichtungen die beiden Halbaxen durch ein Zeichen unterschieden werden, z. B. in der sagittalen Richtung die Halbaxe vom Drehpunkt nach vorn und die Halbaxe nach hinten u. s. w. Am bequemsten geschieht dies durch die algebraischen Vorzeichen + und —, von welchen man eines jeder Momentskomponente vorzusetzen hat. Dann ist durch die drei Komponenten der Muskel statisch vollständig charakterisirt.

Die drei Komponenten des Momentes eines Muskels um drei willkürlich gewählte Axen kann man auch durch direkte Versuche an einem Gelenkpräparate bestimmen und diese Bestimmungsweise hat vor der durch Berechnung auf Grund von Koordinatenmessungen der Ursprünge und Ansätze der Muskeln manche Vorzüge. Besonders

ist dies dann der Fall, wenn die Sehne des Muskels über eine glatte Knochenstelle gleitet und die Richtung des Zuges am Ansatzpunkte nicht die Fortsetzung der Faserrichtung ist und auch nicht genau zusammenfällt mit der Verbindungslinie zwischen Ursprungs- und Ansatzpunkt, was bei der Berechnung der Momente aus den Koordinatenwerthen dieser Punkte vorausgesetzt wird.

Da nach der zweiten Methode auch schon einige Bestimmungsreihen von Muskelmomenten wirklich ausgeführt sind, so mag sie hier auch noch kurz beschrieben und begründet werden. Man ersetzt die auf eine Arthrodie wirkenden Muskeln resp. Muskelabtheilungen, welche als mechanische Einheiten gewählt sind, durch Fäden. Jeder solche Faden ist an der Ansatzstelle des Muskels am beweglich gedachten Knochen befestigt und läuft durch ein an der Ursprungsstelle befestigtes Ringlein von da in geeigneter Richtung über eine kleine Rolle, von der er durch ein kleines Gewicht beschwert herabhängt. Der Faden wird also zwischen Ursprung und Ansatz genau die Richtung der gespannten Muskelfasern haben und am Ansatzknochen genau in der Richtung des Muskels ziehen auch in den Fällen, wo er unterwegs etwa um einen Knochenvorsprung umbiegen muss. Der Ursprungsknochen des so vorgerichteten Präparates ist vollständig im Raume fixirt und der Ansatzknochen zunächst in die willkürlich gewählte Primärlage gebracht, für welche die Momente bestimmt werden sollen. Die an den Fäden hängenden Gewichte spielen vor ebenso vielen senkrecht aufgestellten Maassstäben, so dass man ihr Steigen oder Sinken bei einer Bewegung des Ansatzknochens messen kann. Nun wird dieser letztere um einen bestimmten kleinen Winkel (z. B. 5°) aus der Primärlage herausgedreht um eine der gewählten positiven Haupthalbaxen. Dabei werden die Gewichte sinken, deren Muskeln eine Momentkomponente um diese Halbaxe haben, denn ihr Ansatz wird bei dieser Drehung dem Ursprung genähert; dagegen werden die Gewichte steigen, deren Muskeln eine Momentkomponente um die entgegengesetzte Haupthalbaxe haben. Macht man sodann eine gleiche Drehung um die entgegengesetzte Haupthalbaxe, so werden die im vorigen Falle gesunkenen Gewichte nunmehr steigen und umgekehrt. Ist der Drehungswinkel sehr klein, so wird jedes Gewicht in einem Falle ziemlich genau so viel steigen als es im anderen sinkt. Der Betrag dieses Steigens und Sinkens, d. h. der Betrag der Verkürzung resp. Verlängerung, die der Muskel bei diesen Drehungen erleidet, wird an den Maassstäben abgelesen. Der Quotient dieses Betrages dividirt durch den kleinen Drehungswinkel ist sofort das Maass für das Moment, welches

der Muskel für eine der Krafteinheit gleiche Spannung am Gelenke um die betreffende Hauptaxenrichtung ausübt, natürlich ist dabei noch das Vorzeichen (Sinken +, Steigen —) zu berücksichtigen. Prüft man in dieser Weise nacheinander die drei Hauptaxenrichtungen durch, so erhält man für jeden Muskel die drei Komponenten seines Momentes. Die zahlreichen Schwierigkeiten und die Vorsichtsmaassregeln[1], welche zur Gewinnung genauer Resultate nöthig sind, können hier nicht beschrieben werden.

Streng richtig würden die Ergebnisse dieser Methode nur dann sein, wenn der Drehungswinkel unendlich klein wäre. Sie sind aber jedesfalls, wenn der Drehungswinkel 10° nicht übersteigt und man noch gewisse Korrektionen anbringt, bezüglich deren auf die citirte Abhandlung verwiesen werden muss, so genau, als man es auf diesem Gebiete nur irgend verlangen kann.

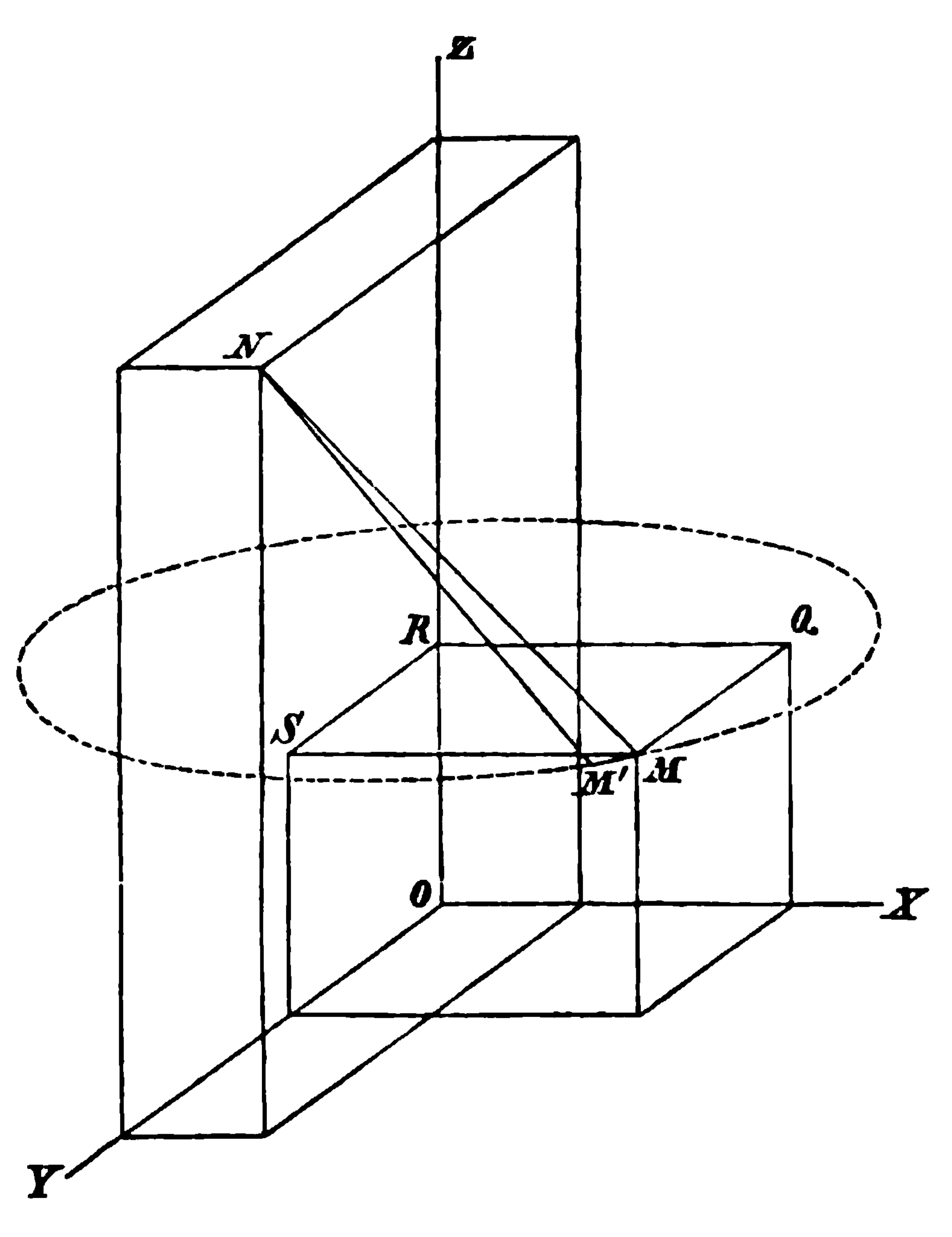



Fig. 17.

Einer ausführlichen principiellen Begründung bedarf eigentlich die Methode nicht, da sie eine unmittelbare Anwendung des Principes der virtuellen Geschwindigkeiten ist. Da aber dies in seiner Allgemeinheit nicht anschaulich ist, mag hier noch ein direkter Beweis für die Richtigkeit der Methode Platz finden, welcher eigentlich in derselben Betrachtung besteht, die wir schon zu einem andern Zwecke angestellt haben (s. S. 275). $O$ sei der Drehpunkt, zugleich Ursprung der Koordinaten, deren positive Halbaxen $OX$, $OY$, $OZ$. $M$ sei der Ansatzpunkt des Muskels am beweglich gedachten Gliede, $MN$ seine Zugrichtung. Um diese Richtung perspektivisch zu vergegenwärtigen, sind die beiden Punkte $M$ und $N$ dieser Richtung in der Fig. 17 auf die Koordinatenebenen projicirt. Es ist gut, zu bemerken, dass diese Richtung nicht

1 Sie sind ausführlich erörtert von EUGEN FICK in der schon oben citirten Abhandlung. Arbeiten aus dem physiol. Laboratorium der Würzburger Hochschule IV. Würzburg 1878.

nothwendig die Richtung vom Ansatz nach dem anatomischen Ursprung zu sein braucht, man denke etwa an den M. obliquus superior des Auges. Wird das beweglich gedachte Glied um die $Z$axe gedreht, so beschreibt der Punkt $M$ einen Kreis in einer der $XY$ebene parallelen Ebene, dessen Mittelpunkt der Punkt $R$ der $Z$axe ist. Sein Umfang ist in perspektivischer Verkürzung durch die punktirte Ellipse dargestellt. Wir wollen uns jetzt eine positive Drehung um den unendlich kleinen Winkel $d\omega = MRM'$[1] ausgeführt denken, welche den Punkt $M$ nach $M'$ versetzt. Das Bogenstück $MM'$, das bei der Kleinheit des Winkels auch für eine gerade Linie gelten kann, ist $= r\,d\omega$, wenn wir unter $r$ den Halbmesser $RM$ verstehen. Die Verkürzung, welche bei dieser Verschiebung des Ansatzpunktes von $M$ nach $M'$ der Muskel erleidet, ist offenbar die Projektion der kleinen Geraden $MM'$ auf die Richtung $MN$ oder $r\,d\omega \,.\, Cos\,(NMM')$. Um den $Cos\,(M'MN)$ zu finden, wenden wir den bekannten Satz der Trigonometrie an:

$$Cos\,(A_1, A_2) = Cos\,\alpha_1\; Cos\,\alpha_2 + Cos\,\beta_1\; Cos\,\beta_2 + Cos\,\gamma_1\; Cos\,\gamma_2,$$

wo $(A_1, A_2)$ der Winkel zwischen zwei Richtungen $A_1$ und $A_2$ bedeutet und $\alpha_1$, $\beta_1$, $\gamma_1$ die Winkel sind, welche die Richtung $A_1$ sowie $\alpha_2$, $\beta_2$, $\gamma_2$ die Winkel, welche die Richtung $A_2$ mit den positiven Koordinatenrichtungen einschliesst. Die Winkel zwichen der Kraftrichtung $MN$ und den positiven Koordinatenrichtungen mögen mit $\alpha$, $\beta$, $\gamma$ bezeichnet werden. Die Cosinus der Winkel zwischen der Richtung $MM'$ und den positiven Koordinatenrichtungen lassen sich in den Koordinaten $x$, $y$, $z$ des Punktes $M$ ausdrücken. Um es bequemer zu übersehen ist in Fig. 18 ein Auszug aus Fig. 17 gegeben, in welchem die hier in Betracht kommenden Punkte der zur $XY$ebene parallelen Ebene aus der $Z$richtung angesehen dargestellt sind. Die Buchstaben entsprechen denen der Fig. 17. Es ist nun der Winkel zwischen $MM'$ und der positiven $X$richtung gleich dem stumpfen Nebenwinkel des Winkels $MRS$, also sein Cosinus $= -\frac{y}{r}$, der Winkel zwischen $MM'$ und der positiven $Y$-richtung ist gleich dem Winkel $MRQ$, also sein Cosinus $= \frac{x}{r}$, endlich ist der Winkel zwischen $MM'$ und der $Z$richtung ein rechter, also sein Cosinus $= 0$. Man hat also

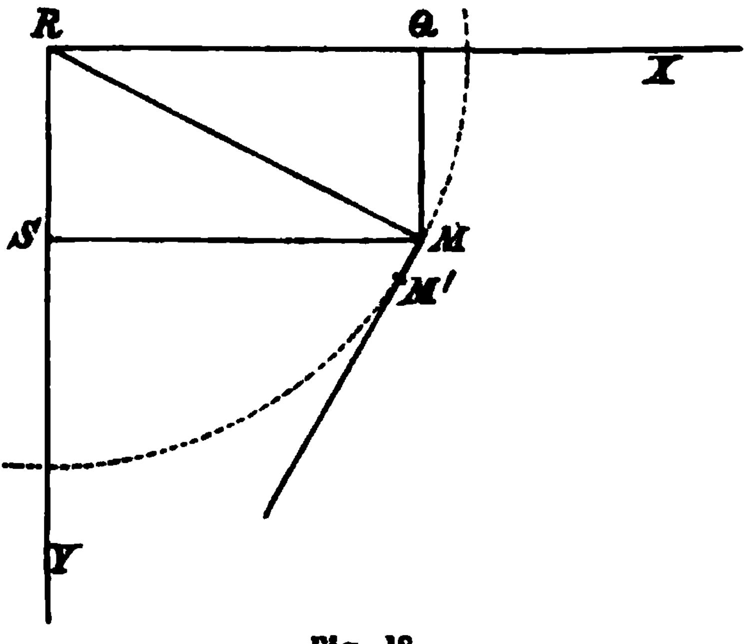


Fig. 18.

$$Cos\,(M'MN) = -\frac{y}{r}\,Cos\,\alpha + \frac{x}{r}\,Cos\,\beta = \frac{1}{r}\,(x\,Cos\,\beta - y\,Cos\,\alpha)$$

und die Verkürzung des Muskels bei der positiven Drehung um die $Z$axe im Betrage von $d\omega$

$$= r\,d\omega\; Cos\,(M'MN) = d\omega\,(x\,Cos\,\beta - y\,Cos\,\alpha) = V$$

---

1 Um die Figur nicht zu verwirren, sind die Schenkel dieses Winkels $RM$ und $RM'$ nicht gezeichnet.

oder

$$x \, Cos\, \alpha - y \, Cos\, \beta = \frac{V}{d\omega}.$$

Andererseits ist bekanntlich, wenn $P$ die Intensität einer Kraft ist, welche an einem durch die Koordinaten $x, y, z$ gegebenen Punkte zieht in einer Richtung, welche mit den positiven Koordinatenrichtungen die Winkel $\alpha$, $\beta$, $\gamma$ einschliesst, das Moment dieser Kraft um die $Z$axe

$$= P\,(x \, Cos\, \beta - y \, Cos\, \alpha).$$

Wirkt also ein Muskel mit der Spannung $P$ an dem Ansatzpunkte $(x, y, z)$ in der Richtung, welche die Winkel $\alpha, \beta, \gamma$ mit den positiven Koordinatenrichtungen macht, so ist der Koefficient, mit welchem die Spannung zu multipliciren ist, um die Komponente des Momentes um die $Z$richtung zu erhalten

$$x \, Cos\, \alpha - y \, Cos\, \beta = \frac{V}{d\omega}.$$

d. h. gleich der bei einer sehr kleinen Drehung um die $Z$axe beobachteten Verkürzung dividirt durch den Winkel der Drehung. Man kann auch sagen, diese Grösse $\frac{V}{d\omega}$ ist die Komponente des Momentes des Muskels um die $Z$richtung, wenn man ihm die Spannung 1 beilegt.

Analoge Ausdrücke finden sich natürlich für die Drehung um die beiden andern Axen.

Soll die Darstellung der Muskelmomente durch drei aufeinander senkrechte Komponenten für irgend eine andere Stellung des Gelenkes ausgeführt werden, so muss vor allen Dingen eine Verabredung darüber getroffen werden, welches die Axenrichtungen für die Momentkomponenten bei der neuen Lage des Gliedes sein sollen. Aus den schon weiter oben (s. S. 261) angeführten Gründen dürfte es sich empfehlen, die drei Hauptaxenrichtungen mit dem arthrodisch beweglichen Gliede, nicht aber mit dem Rumpfe in unveränderlicher Verbindung zu denken. Wenn also diese Axenrichtungen zugleich Koordinatenaxen sind, so bleiben die Koordinatenwerthe der Muskelansätze unverändert, nicht die Koordinaten der Ursprünge.

## III. Numerische Beispiele von Muskelmomenten.

Zur Erläuterung der entwickelten beiden Methoden mögen zwei Beispiele von Bestimmungen der Muskelkomponenten der auf ein arthrodisches Gelenk wirkenden Muskeln hier Platz finden. Das erste [1] bezieht sich auf die Muskeln, welche das Hüftgelenk überspringen. Die Zahlen sind berechnet nach der ersten Methode aus Koordinatenmessungen der Ursprünge und Ansätze. Sie gelten für die Stellung, welche ein vom aufrecht stehenden Menschen senkrecht herabhängender Schenkel einnimmt. Es sind nicht die Momentkomponenten für die Gesammtspannung 1 des Muskels, sondern für die

---

1 A. Fick, Statische Betrachtung der Muskulatur etc. Ztschr. f. rat. Med. IX. 1849.

Spannung 1 auf die Flächeneinheit des Querschnittes berechnet. Es sind nämlich die in den letzten Betrachtungen auftretenden Koefficienten $x \, Cos \, \beta - y \, Cos \, \alpha$ etc. noch mit dem Querschnitte der betreffenden Muskeln multiplicirt. Endlich ist noch zu bemerken, dass hier bis auf den Adduktor magnus, der in zwei Portionen vertheilt ist, als Einheiten immer die ganzen Muskeln im Sinne der anatomischen Bezeichnungsweise als mechanische Einheiten behandelt sind, mit andern Worten ist vorausgesetzt, dass stets alle Fasern eines Muskels in gleicher Spannung sind, was für ausgebreitete Muskeln, wie z. B. Glutaeus maximus freilich nicht allgemein zulässig ist.

Die nachstehende Tabelle wird hiernach verständlich sein, wenn noch hinzugefügt wird, dass ein negatives Flexionsmoment ein extensorisches, ein negatives Abduktionsmoment ein adduktorisches und ein negatives Rotationsmoment ein rotatorisches nach innen bedeutet.

| Namen der Muskeln. | Flexions-moment. | Abduktions-moment. | Rotations-moment. |
|---|---|---|---|
| Glutaeus max. . . . . . | —157,6 | —66,6 | +78,2 |
| Pyriformis . . . . . . | —3,3 | +15,1 | +15,9 |
| Obtur. et Gemelli . . . . | —2,8 | —7,6 | +18,8 |
| Quadrat. fem. . . . . . | +0,3 | —26,2 | +25,2 |
| Semitendinosus . . . . . | —20,8 | —8,4 | —1,6 |
| Biceps langer K. . . . . | —32,7 | —9,9 | +0,9 |
| Semimembran. . . . . . | —20,5 | —7,3 | —1,3 |
| Adduct. magnus, obere Partie | +4,0 | —17,5 | +2,1 |
| untere Partie | —12,7 | —67,1 | —1,4 |
| Psoas u. Iliac. . . . . . | +76,6 | 0,0 | —12,2 |
| Pectinaeus . . . . . . | +11,6 | —10,6 | —1,9 |
| Adduct. brev. . . . . . | +26,5 | —12,2 | +2,2 |
| Adduct. long. . . . . . | +33,7 | —40,6 | —1,9 |
| Gracilis . . . . . . . | +3,9 | —17,6 | +0,0 |
| Sartorius . . . . . . . | +11,2 | +4,0 | +0,7 |
| Tensor fasciae . . . . . | +12,5 | +7,6 | +0,0 |
| Rectus femoris . . . . . | +46,2 | +14,8 | +3,0 |
| Glutaeus medius . . . . | —9,9 | +114,2 | —17,6 |
| Glutaeus minim. . . . . | +7,9 | +53,9 | —15,8 |
| Obturator extern. . . . . | +16,8 | —25,1 | +0,1 |

| | | |
|---|---|---|
| Summe aller flektirenden Momente | Summe aller adduciren-den Momente | Summe aller nach aussen rotirenden Momente |
| 251,1 | 346,8 | 147,0 |
| Summe aller extendirenden Momente | Summe aller abduciren-den Momente | Summe aller nach aussen rotirenden Momente |
| 290,4 | 209,6 | 53,7 |
| Differenz 40,7 | 137,2 | 93,3 |
| extendirend. | adducirend. | nach aussen rotirend. |

Nach der zweiten oben beschriebenen Methode sind von Eugen Fick[1] die Komponenten der Momente der vom Schulterblatte entspringenden Muskeln bestimmt und zwar für zwei verschiedene Lagen des Gelenkes. Bei der ersten steht das Schulterblatt so wie bei einem aufrecht stehenden Menschen mit natürlicher Haltung der Schultern, der Arm hängt genau senkrecht davon herab und ist so gedreht, dass die Verbindungslinie der Ellenbogenkondylen der Flexionsaxe parallel läuft. Der Infraspinatus ist in zwei, der Subscapularis in drei, der Deltoideus in sieben Portionen getheilt. Die Zahlenwerthe für die Momentkomponenten sind einfach den Grössen $x\,Cos\,\beta - y\,Cos\,\alpha$ etc. proportional. Es ist also die Gesammtspannung jedes Muskels resp. jeder besonders betrachteten Muskelpartie der Einheit gleich gesetzt. Hiernach wird die folgende Tabelle ohne Weiteres verständlich sein, wenn noch beachtet wird, dass ein +-Zeichen bedeutet Flexion, Adduktion, Rotation nach **innen** ein —-Zeichen den entgegengesetzten Sinn der Drehungen. Der Deltoideus und der lange Kopf des Biceps sind an einem andern Präparate untersucht als die übrigen Muskeln; der kurze Kopf des Biceps ist an beiden Präparaten untersucht, kommt daher zweimal vor.

| Name des Muskels. | | Komponente des Momentes um die | | |
|---|---|---|---|---|
| | | Flexions- und Extensions-Axe. | Ad- und Abduktions-Axe. | Rotations-Axe. |
| 1. Coracobrachialis | | +30,1 | +20,95 | 0,0 |
| 2. Cap. breve bic. | | +34,4 | +19,0 | +4,20 |
| 3. Infraspinatus | I. | +8,32 | —10,63 | —23,3 |
| 4. Infraspinatus | II. | +10,9 | +4,59 | —19,3 |
| 5. Teres major | | —33,3 | +43,1 | —10,3 |
| 6. Supraspinatus | | +4,59 | —23,6 | +10,3 |
| 7. Cap. long. tricip. | | —8,04 | +23,6 | 0,0 |
| 8. Teres minor | | +6,61 | +18,4 | —13,5 |
| 9. Subscapularis | I. | +5,17 | —10,7 | +22,3 |
| 10. Subscapularis | II. | —9,47 | —17,8 | +23,3 |
| 11. Subscapularis | III. | —17,2 | —5,17 | +16,4 |
| 12. Deltoideus | I. | +32,8 | +7,75 | +8,86 |
| 13. Deltoideus | II. | +23,8 | —9,82 | +11,8 |
| 14. Deltoideus | III. | —8,42 | —28,5 | —5,39 |
| 15. Deltoideus | IV. | —24,8 | —5,98 | —5,81 |
| 16. Deltoideus | V. | —35,3 | +20,56 | —7,04 |
| 17. Deltoideus | VI. | —28,3 | +42,9 | —8,17 |
| 18. Deltoideus | VII. | —28,2 | +60,9 | —10,1 |
| 19. Cap. long. bicip. | | +9,19 | —20,4 | +11,6 |
| 20. Cap. breve bicip. | | +35,6 | 0,0 | 0,0 |

[1] Eugen Fick, Arbeiten aus dem physiol. Laboratorium der Würzburger Hochschule IV. 1878.

Aus den Zahlen dieser Tabelle sind durch allgemein bekannte Rechnungen die Zahlen der folgenden gefunden, die nach dem schon Gesagten keiner Erklärung mehr bedarf.

| Name des Muskels. | Grösse des resultirenden Momentes. | Die Halbaxe des result. Momentes macht Winkel von mit der Flexions-Axe | mit der Adduktions-Axe | mit der Axe der Rotation nach innen |
|---|---|---|---|---|
| 1. Coracobrachialis | 36,67 | 34,5° | 55° | 90° |
| 2. Cap. breve bicip. | 39,53 | 29° | 61° | 84° |
| 3. Infraspinatus I. | 26,9 | 72° | 113° | 150° |
| 4. Infraspinatus II. | 22,65 | 61° | 78° | 148,5° |
| 5. Teres major | 55,42 | 127° | 39° | 79° |
| 6. Supraspinatus | 26,15 | 80° | 154,5° | 113° |
| 7. Cap. long. tricip. | 24,94 | 109° | 19° | 90° |
| 8. Teres minor | 23,79 | 74° | 39,5° | 125° |
| 9. Subscapularis I. | 25,28 | 78° | 115° | 28° |
| 10. Subscapularis II. | 26,17 | 111° | 106° | 27° |
| 11. Subscapularis III. | 24,33 | 135° | 102° | 47,5° |
| 12. Deltoideus I. | 34,84 | 20° | 77° | 75° |
| 13. Deltoideus II. | 28,32 | 33° | 110,5° | 56° |
| 14. Deltoideus III. | 30,1 | 106° | 161° | 96,5° |
| 15. Deltoideus IV. | 26,17 | 161° | 103° | 103° |
| 16. Deltoideus V. | 41,46 | 148,5° | 60° | 100° |
| 17. Deltoideus VI. | 52,05 | 123° | 34,5° | 99° |
| 18. Deltoideus VII. | 67,87 | 114,5° | 26° | 98,5° |
| 19. Cap. long. bicip. | 25,36 | 68,5° | 143,5° | 62,5° |
| 20. Cap. breve bicip. | 35,6 | 0° | 90° | 90° |

Die zweite Lage des Gelenkes, für welche E. Fick die Momente der Schultermuskeln untersuchte, war aus der ersten hervorgegangen durch eine reine Abduktion und zwar betrug dieselbe 50° bei dem Präparate, an welchem der Deltoideus und der Biceps untersucht wurden, 60° bei dem, an welchem die übrigen Muskeln untersucht wurden. Die Axen, auf welche sich die Momentkomponenten beziehen, haben dieselbe Lage im Arme wie im ersten Falle. Die Flexionsaxe geht also nun im Rumpfe nicht mehr wagrecht von rechts nach links, sondern, wenn wir uns einen rechten Arm denken, schräg von rechts oben nach links unten. Die Rotationsaxe geht schräg von links oben nach rechts unten.

Die beiden nachstehenden Tabellen stellen für diese neue Lage des Gelenkes Alles auf die Muskelmomente bezügliche ebenso dar, wie die beiden vorhergehenden Tabellen für die erste Lage.

| Name des Muskels. | Componente des Momentes um die Flexions-Axe. | Ad- und Abduktions-Axe. | Rotations-Axe. |
|---|---|---|---|
| 1. Coracobrachialis . . | +28,1 | +3,73 | —2,29 |
| 2. Cap. breve bicip. . . | +33,0 | —8,61 | — — |
| 3. Infraspinatus . I. | +5,86 | —24,8 | —13,0 |
| 4. Infraspinatus . II. | +5,46 | —22,2 | —14,3 |
| 5. Teres major . . . . | —14,8 | +48,2 | +10,3 |
| 6. Supraspinatus . . . | +2,87 | —28,7 | —6,69 |
| 7. Cap. long. tricip. . . | —12,4 | +33,9 | — — |
| 8. Teres minor . . . . | —6,61 | — — | —22,7 |
| 9. Subscapularis I. | +25,6 | +10,17 | +7,45 |
| 10. Subscapularis II. | +18,6 | +4,02 | +21,8 |
| 11. Subscapularis III. | +4,76 | +9,14 | +20,7 |
| 12. Deltoideus I. | +37,5 | —14,35 | +2,67 |
| 13. Deltoideus II. | +21,6 | —24,3 | — — |
| 14. Deltoideus III. | — — | —34,4 | —3,71 |
| 15. Deltoideus IV. | —22,1 | —24,55 | —3,13 |
| 16. Deltoideus V. | —25,5 | —7,23 | —2,25 |
| 17. Deltoideus VI. | —21,4 | — — | — — |
| 18. Deltoideus VII. | —20,0 | +11,1 | —3,63 |
| 19. Cap. long. bicip. . . | +14,9 | —15,8 | — — |
| 20. Cap. breve bicip . . | +37,1 | —6,03 | — — |

| Name des Muskels. | Grösse des resultirenden Momentes | Die Axe des resultirenden Momentes macht mit der Flexions-Axe einen Winkel von | Ad- und Abduktions-Axe | Rotations-Axe nach innen |
|---|---|---|---|---|
| 1. Coracobrachialis . . | 28,44 | 8° | 82,5° | 94,5° |
| 2. Cap. brev. bicip. . . | 34,16 | 14° | 104,5° | 90° |
| 3. Infraspinatus . I. | 28,64 | 78° | 150° | 117° |
| 4. Infraspinatus . II. | 27,00 | 78° | 145,5° | 122° |
| 5. Teres major . . . . | 51,53 | 107° | 20,5° | 78,5° |
| 6. Supraspinatus . . . | 29,65 | 84,5° | 166° | 103° |
| 7. Cap. long. tricip. . . | 36,15 | 110° | 20° | 90° |
| 8. Teres minor . . . . | 23,66 | 106° | 90° | 164° |
| 9. Subscapularis I. | 28,57 | 26° | 69° | 75° |
| 10. Subscapularis II. | 28,95 | 50° | 82° | 41° |
| 11. Subscapularis III. | 23,17 | 78° | 67° | 26° |
| 12. Deltoideus I. | 40,25 | 21° | 111° | 86° |
| 13. Deltoideus II. | 32,56 | 48,5° | 138° | 90° |
| 14. Deltoideus III. | 34,66 | 90° | 174° | 96° |
| 15. Deltoideus IV. | 33,24 | 132° | 138° | 95,5° |
| 16. Deltoideus V. | 26,61 | 164° | 106° | 95° |
| 17. Deltoideus VI. | 21,40 | 0° | 90° | 90° |
| 18. Deltoideus VII. | 23,17 | 150° | 61° | 99° |
| 19. Cap. long. bicip. . . | 21,77 | 46,5° | 136,5° | 90° |
| 20. Cap. breve bicip. . . | 37,63 | 9,5° | 99° | 90° |

Wenn wir es auch hier nur mit einem ersten Versuche der Lösung eines Hauptproblemes der speciellen Muskelphysiologie zu thun haben, so lässt sich aus den vorgelegten Zahlen doch schon eine grosse Anzahl von bemerkenswerthen Folgerungen ableiten, die geeignet sind, manche in der beschreibenden Anatomie geläufige Vorstellungen über die Muskelwirkung zu berichtigen. Es ist jedoch hier nicht der Ort, diese Folgerungen im Einzelnen auszuführen, vielmehr muss bezüglich derselben auf die citirte Originalabhandlung von E. Fick verwiesen werden.

Viel einfacher gestaltet sich die Frage nach den Momenten der Muskeln, welche auf ein zwangläufiges Gelenk wirken. Die Halbaxe des Momentes ist hier ohne Weiteres gegeben, denn es sind nur zwei Halbaxen möglich, welche in die Richtung der Linie fallen, um die das Gelenk in der betrachteten Stellung überhaupt drehbar ist. Auf die bei einem Schraubengelenke mögliche Verschiebung längs der Axe braucht keine Rücksicht genommen zu werden, da sie zu unbedeutend ist Als Methode der Bestimmung verdient bei zwangläufigen Gelenken unzweifelhaft die zweite der beschriebenen den Vorzug vor der Messung der Koordinaten der Ursprungs- und Ansatzpunkte. In der mehrfach citirten Abhandlung von E. Fick und E. Weber finden sich einige Momentbestimmungen für Muskeln des Ellenbogengelenkes und des Gelenkes zwischen Ulna und Radius, die als Beispiele noch angeführt werden mögen.

Cap. long. tricipitis. Bewegungen im Ellenbogengelenk.

| | | Verkürzung resp. Verlängerung. |
|---|---|---|
| Flexion von | 0°— 10° | 3,43 mm. |
| „ | 10°— 20° | 4,26 |
| „ | 20°— 30° | 4,21 |
| „ | 30°— 40° | 4,20 |
| „ | 40°— 50° | 3,95 |
| „ | 50°— 60° | 4,07 |
| „ | 60°— 70° | 3,80 |
| „ | 70°— 80° | 3,33 |
| „ | 80°— 90° | 3,25 |
| „ | 90°—100° | 3,07 |
| „ | 100°—110° | 2,81 |
| „ | 110°—120° | 2,86 |
| „ | 120°—130° | 2,75 |
| „ | 130°—140° | 3,04 |
| „ | 140°—150° | 3,25 |

Beugung und Streckung im Ellenbogengelenk bei supinirtem Radius.

| | | Cap. breve bicip. Verkürzung. | Cap. long. bicip. Verkürzung. |
|---|---|---|---|
| Gebeugt von | 0°— 10° | 4,39 | 4,58 |
| „ | 10°— 20° | 5,41 | 5,30 |
| „ | 20°— 30° | 6,03 | 6,02 |
| „ | 30°— 40° | 6,79 | 7,03 |
| „ | 40°— 50° | 7,52 | 7,65 |
| „ | 50°— 60° | 7,65 | 7,52 |
| „ | 60°— 70° | 7,74 | 7,93 |
| „ | 70°— 80° | 7,45 | 7,34 |
| „ | 80°— 90° | 6,64 | 6,53 |
| „ | 90°—100° | 5,86 | 5,14 |
| „ | 100°—110° | 4,93 | 4,56 |
| „ | 110°—120° | 4,02 | 3,54 |
| „ | 120°—130° | 2,61 | 1,98 |

Cap. breve bicipitis. Pro- und Supination bei fixirter Ulna.

| | | Verkürzung. |
|---|---|---|
| Drehungswinkel von | 0°— 5° | 0,1 mm. |
| „ | 5°— 10° | 0,1 |
| „ | 10°— 20° | 0,5 |
| „ | 20°— 30° | 0,6 |
| „ | 30°— 40° | 0,6 |
| „ | 40°— 50° | 0,4 |
| „ | 50°— 60° | 0,4 |
| „ | 60°— 70° | 0,4 |
| „ | 70°— 80° | 0,3 |
| „ | 80°— 90° | 0,3 |
| „ | 90°—100° | 0,2 |
| „ | 100°—110° | 0,1 |
| „ | 110°—120° | 0,1 |
| „ | 120°—130° | 0,1 |

0° entspricht dem Maximum der Pronation,
130° entspricht dem Maximum der Supination.

Es sind hier für die Momente die Verkürzungen, welche der Muskel bei Drehung um je 10° erleidet, selbst gegeben. Da sie den Momenten proportional sind und die Wahl der Einheit an sich willkürlich ist, so können die Verkürzungswerthe ohne Weiteres als Werthe der Momente gelten. Die natürlichste Maasseinheit der Momente ist das Moment, welches die Krafteinheit (das Kilogramm) an einem der Längeneinheit (Millimeter) gleichen Hebelarm senkrecht

ziehend hervorbringt, um in dieser Maasseinheit die Momente auszudrücken, müsste man die Zahlen der Tabellen durch den Drehungswinkel in Bogenmaass dividiren. Für $10^0$ ist das Bogenmaass

$$\frac{\pi}{180} \cdot 10 = 0{,}174.$$

Es bedeutet alsdann die Zahl, welche man für das Moment des Muskels erhält, anschaulich ausgedrückt entweder eine Anzahl von Kilogrammen, die an einem 1 mm. langen Hebelarm senkrecht wirkend dem Muskel, wenn er mit 1 kg. gespannt ist, Gleichgewicht halten oder die Anzahl von Millimetern, welche man einem Hebelarm geben muss, wenn an demselben 1 kg. senkrecht ziehend dem ebenfalls mit 1 kg. Spannung wirkenden Muskel Gleichgewicht halten soll. Selbstverständlich muss den Momenten des Triceps das —Zeichen vorgesetzt werden, wenn denen des Biceps das +Zeichen vorgesetzt wird.

## IV. Resultirendes Moment mehrerer Muskeln.

Sind für irgend ein Gelenk in einer bestimmten Lage auf die in den vorigen Abschnitten entwickelte und durch Beispiele erläuterten Art die Momente aller darauf wirkenden Muskeln bei der Spannung 1 bestimmt, so kann man auch folgende Aufgabe lösen: Die Spannungen der Muskeln haben die numerisch gegebenen Werthe $S_1$, $S_2$, $S_3$ etc., welches ist das resultirende Moment? oder wie und mit welcher Winkelbeschleunigung würde das Glied aus der Anfangslage heraus im ersten unendlich kleinen Zeittheilchen gedreht werden? oder welches Moment müsste e i n e Kraft ausüben, welche den sämmtlichen Spannungen der Muskeln Gleichgewicht halten sollte? Selbstverständlich dürfen unter den Grössen $S$ beliebig viele den Werth Null haben. Handelt es sich um ein zwangläufiges Gelenk, so ist die Lösung äusserst einfach. Man multiplicirt die Momente für die Spannung 1 mit den beziehlichen Spannungswerthen und summirt die Produkte algebraisch. Die Summe ist das resultirende Moment und das Vorzeichen desselben giebt überdies an, in welchem Sinne das Moment das Glied um die augenblickliche Axe zu drehen strebt.

Handelt es sich um eine Arthrodie, so muss der S. 299 schon gebrauchte Lehrsatz der Mechanik angewandt werden. Es sind zunächst natürlich auch die für die Spannung 1 bestimmten Momente mit den wirklichen Spannungswerthen zu multipliciren und nun sind die Momente der verschiedenen Muskeln nach der dem Kräfteparallelogramm analogen Regel zusammenzusetzen. Dies geschieht aber am einfachsten auf folgende Weise. Jedes einzelne Moment wird in

seine drei Komponenten nach den gewählten drei Hauptrichtungen zerlegt resp. die drei schon zuvor für die Spannung 1 bestimmten Komponenten werden mit den wirklichen Spannungswerthen multiplicirt. Nun bildet man für jede Hauptaxenrichtung die algebraische Summe aller auf sie bezüglichen Momentkomponenten. Die drei so erhaltenen Summen sind dann die drei Komponenten des resultirenden Momentes. Bezeichnen wir sie mit $L$, $M$, $N$, so ist die Grösse des resultirenden Momentes

$$R = \sqrt{L^2 + M^2 + N^2}$$

und die Cosinus der Winkel, welche die Halbaxe dieses resultirenden Momentes mit den drei positiven Hauptaxenrichtungen einschliesst, sind

$$\frac{L}{R}, \quad \frac{M}{R}, \quad \frac{N}{R},$$

in welcher Formel der Wurzelgrösse $R$ ihr positiver Werth beizulegen ist. Ob einer der Winkel spitz oder stumpf ist hängt also lediglich davon ab, ob die betreffende der Grössen $L$, $M$, $N$ positiv oder negativ ist.

---

# SIEBENTES CAPITEL.

# Bestimmung der Muskelspannungen, welche ein gegebenes resultirendes Moment hervorbringen.

## I. Bedingungen der Lösbarkeit des Problemes.

Die erste S. 296 formulirte Aufgabe der Muskelstatik ist, wie wir soeben gesehen haben, immer lösbar und hat stets nur eine bestimmte Lösung, nicht so ist es mit der umgekehrten Aufgabe, die darin besteht, anzugeben, welche Muskeln und in welchem Grade sie gespannt sein müssen, um ein gegebenes Moment hervorzubringen? oder um einer gegebenen Kraft Gleichgewicht zu halten, oder um dem Gliede eine gegebene Winkelbeschleunigung um eine gegebene Axe im ersten unendlich kleinen Zeittheilchen beizubringen. Dass diese Aufgabe überhaupt nicht nothwendig immer einer Lösung fähig ist, kann man schon sehen, wenn man sich vorstellt, ein zwangläufiges Gelenk hätte nur auf der einen Seite Muskeln. Dann

würde, wenn ein nach dieser Seite drehendes Moment gefordert ist, die Aufgabe gar keine Lösung haben. Sind aber am zwangläufigen Gelenke, wie dies im menschlichen Körper überall der Fall ist, wirklich auf beiden Seiten Muskeln vorhanden, so kann die Aufgabe ein Moment von gegebener Grösse im einen oder andern Sinne hervorzubringen, auf unendlich viele Arten gelöst werden, denn es ist ja nur nöthig, dass die algebraische Summe der Muskelmomente, unter denen faktisch sowohl positive als negative vorhanden sind, die gegebene Grösse und das verlangte Vorzeichen hat.

Für das arthrodische Gelenk ist die Bedingung, dass eine Lösung des in Rede stehenden Problemes immer möglich ist, welches auch die Richtung der Halbaxe des verlangten Momentes sei folgende: Es müssen mindestens vier Muskeln an dem Gelenke so gelagert sein, dass, wenn man auf den Halbaxen ihrer Momente $OA$ $OB$ $OC$ $OD$ (Fig. 19) beliebige Strecken $Oa$ $Ob$ $Oc$ $Od$ abschneidet, das Tetraeder $abcd$ den Drehpunkt $O$ einschliesst. Ist nämlich diese Bedingung erfüllt, so mag man von $O$ aus eine Halbaxe ziehen in welcher Richtung man will, immer wird sie in eine hohle Ecke fallen, welche von dreien der Halbaxen der Muskelmomente gebildet wird, und es wird also immer möglich sein, ein Parallelepiped zu konstruiren, das eine gegebene Strecke der willkürlich gewählten Halbaxe des verlangten resultirenden Momentes zur Diagonale hat und dessen zusammenstossende Kanten bestimmte Strecken von dreien der vier Halbaxen $OA$ $OB$ $OC$ $OD$ sind. Mit der Konstruktion dieses Parallelepipeds ist aber eine Lösung des Problemes gegeben, denn man braucht nur den Spannungen der betreffenden drei Muskeln solche Werthe beizulegen, dass die Grösse ihrer Momente den auf ihren Halbaxen abgeschnittenen Kanten des konstruirten Parallelepipeds gleich wird und die Spannung des übrig bleibenden vierten Muskels der Null gleich zu setzen, dann ist das resultirende Moment das verlangte. Sind aber auch nur diese vier Muskeln vorhanden, so ist die soeben ausgeführte Lösung des Problemes nicht die einzige. Man kann nämlich dem vierten Muskel eine beliebige Spannung beilegen und kann dann die Spannungen der andern doch immer noch so bestimmen, dass das resultirende Moment aller vier Spannungen den verlangten Werth erhält.

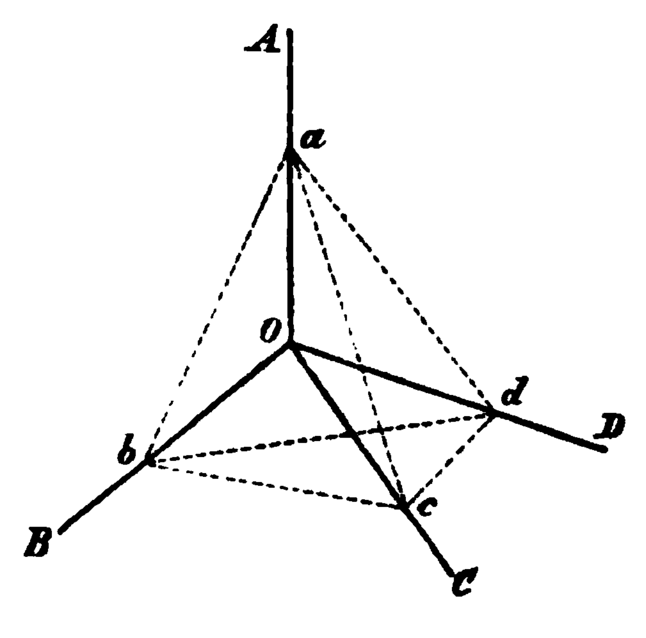


Fig. 19.

## II. Allgemeine Formulirung des Problemes.

Es ist leicht, das in Rede stehende Problem ganz allgemein zu formuliren. Am arthrodischen Gelenke sollen $\nu$ Muskeleinheiten wirken. Die Momentkomponenten des $\mu$ten Muskels bezüglich der drei Hauptaxenrichtungen seien $l_\mu$ $m_\mu$ $n_\mu$ und seine noch unbestimmte Spannung sei $p_\mu$. Es wird verlangt, das System der $\nu$ Spannungen so zu wählen, dass die Komponenten des resultirenden Momentes $L$ $M$ $N$ sind. Zu diesem Ende brauchen nur die drei Gleichungen

$$\text{I.}\quad\left\{\begin{array}{l} p_1 l_1 + p_2 l_2 + \ldots . p_\mu l_\mu + \ldots . p_\nu l_\nu = L = \sum_{\mu=1}^{\mu=\nu} (l_\mu p_\mu), \\ p_1 m_1 + p_2 m_2 + \ldots . p_\mu m_\mu + \ldots . p_\nu m_\nu = M = \sum_{\mu=1}^{\mu=\nu} (m_\mu p_\mu), \\ p_1 n_1 + p_2 n_2 + \ldots . p_\mu n_\mu + \ldots . p_\nu n_\nu = N = \sum_{\mu=1}^{\mu=\nu} (n_\mu p_\mu) \end{array}\right.$$

erfüllt zu sein und demgemäss ist das System der Grössen $p_1$, $p_2$, $\ldots . p_\mu \ldots . p_\nu$ zu bestimmen.

Wäre nun $\nu = 3$, d. h. wären nur drei Muskeln vorhanden, so hätte das System der Gleichungen eine algebraisch bestimmte Lösung vermöge deren den drei Spannungen $p_1$, $p_2$, $p_3$ bestimmte Werthe zukämen. Dieselbe hätte aber in allen den Fällen keine physische Bedeutung, wo eine oder mehrere der Grössen $p_1$, $p_2$, $p_3$ einen negativen Werth erhielten, da ein Muskel keine negative Spannung haben kann, d. h. keinen Druck statt eines Zuges ausüben kann. Die Grössen $l_1$ $m_1$ $n_1$ ..... $l_3$ $m_3$ $n_3$ müssen also bei gegebenen Werthen von $L$, $M$, $N$ noch gewisse Bedingungen erfüllen, wenn die Lösung des Systems der drei Gleichungen mit drei unbekannten $p_1$ $p_2$ $p_3$ für dieselben positive Werthe ergeben soll, so dass die Lösung eine reelle Bedeutung hat. Ebenso müssen die Grössen $l$ $m$ $n$, auch wenn die Anzahl der Muskeln grösser ist als drei, wie wir sahen noch gewissen Bedingungen genügen, um die Lösbarkeit durch lauter positive Grössen $p$ zu sichern. Sowie es aber alsdann eine Lösung in lauter positiven Grössen giebt, so giebt es deren auch unendlich viele. Es wurde vorhin schon in geometrischer Anschauung ausgedrückt, welchen Bedingungen mindestens eine Gruppe von vieren der Grössensysteme $l_\mu$ $m_\mu$ $n_\mu$ genügen müsse, um die Lösbarkeit des Systemes der drei Gleichungen in positiven Werthen von 3 zu sichern, wie auch immer das System der Grössen $L$ $M$ $N$ aus positiven und negativen Werthen zusammengesetzt ist. Die Frage nach der Lösbarkeit unserer Gleichungen durch ein System von positiven Werthen der Grössen ist nämlich ganz die-

selbe, wie die Frage nach den Spannungen der Muskeln, wenn das resultirende Moment gegebene Komponenten bezüglich der drei Hauptaxenrichtungen haben soll. Bei den Arthrodieen des menschlichen Körpers (den Augapfel eingeschlossen) erfüllen die darauf wirkenden Muskeln nachgewiesenermaassen die Bedingung der Lösbarkeit der drei Gleichungen (S. 314) durch ein System von positiven Werthen der Grössen $p$, oder man kann jedes beliebige geforderte Moment durch ein System von Muskelspannungen erzeugen. Bei den Arthrodieen des menschlichen Körpers und nicht minder bei den zwangläufigen Gelenken giebt es daher auch immer unendlich viele Systeme von Muskelspannungen, welche ein und dasselbe Moment hervorbringen. Man wird daher noch andere der Aufgabe an sich fremde Bedingungen setzen dürfen, die nebenher erfüllt werden können, ohne dass die Herstellung des geforderten Momentes unmöglich würde.

## III. Minimumbedingung, welche das Problem zu einem bestimmten macht.

Bei der Unbestimmtheit des Problemes an sich liegt der Gedanke nahe, dass bei der wirklichen Ausführung der Gliederbewegungen im Leben regelmässig noch eine Nebenbedingung erfüllt wird, vermöge deren zu jeder beabsichtigten bestimmten Drehung ein bestimmtes System von Muskelspannungen verwendet wird, und zwar liegt es am nächsten, anzunehmen, dass wir im Verlaufe des individuellen Lebens oder des Lebens der Species die Bewegungen so ausführen lernen, dass das Gefühl der gesammten Anstrengung ein Minimum ist. Dieser Gedanke ist wohl schon von Alters her mehr oder weniger bestimmt gedacht worden, ganz positiv haben ihn die Gebrüder Weber in der Vorrede zur Mechanik der Gehwerkzeuge zum Ausdruck gebracht. Soviel ich sehe, habe ich selbst[1] zum ersten Mal versucht, diesen Gedanken so zu formuliren, dass er zur Bestimmung der Muskelspannungen im einzelnen Falle führen könnte. Ich machte nämlich die Annahme, das Gefühl der Anstrengung sei der Spannung selbst einfach proportional. Zu den drei Gleichungen welchen die Muskelspannungen genügen müssen, um ein gegebenes Moment hervorzubringen, käme dann noch die Bedingung hinzu, dass die Summe der absoluten Werthe dieser Spannungen ein Minimum sein soll. Hierdurch werden nun allerdings im Allgemeinen die

---

1 A. Fick, Die Bewegungen des menschlichen Augapfels. Ztschr. f. rat. Med. N. F. IV. S. 101.

Spannungen vollständig bestimmt. Diese Annahme führt aber, wie neuerdings Fuchs in einer sehr scharfsinnigen Kritik gezeigt hat, zu entschieden unzulässigen Folgerungen, so dass sie durch eine andere ersetzt werden muss, wenn man das an sich kaum bezweifelbare Princip der kleinsten Anstrengung aufrecht erhalten will. Der Gedankengang der Abhandlung von Fuchs führt auf so grundlegende Gesichtspunkte, dass er hier in seinen wesentlichen Zügen wiedergegeben werden soll.

Die Annahme, das Gefühl der kleinsten Anstrengung entspreche einem Minimum der Spannungssumme, mit welcher das verlangte Moment hervorgebracht werden kann, eignet sich nicht zu einem konstitutiven Principe der Muskelstatik, weil erstens bei dem einfachsten Probleme die Frage nach der kleinsten Spannungssumme gar nicht gestellt werden kann. Man denke sich nämlich am Gelenke nur einen Muskel aus lauter gleich langen und parallelen Fasern angebracht. Soll hier ein bestimmtes Moment $M$ erzielt werden, so muss die Summe der Spannungen der einzelnen Fasern einen bestimmten Werth $R$ haben, so dass eben die Frage nach einem Minimum dieser Summe keinen Sinn hat.

Denken wir uns zweitens einen einzigen fächerförmig (der Einfachheit wegen in einer Ebene) ausgebreiteten Muskel. Ein bestimmtes Moment (dessen Halbaxe natürlich auf der Verbindungslinie des Drehpunktes mit dem Muskelansatzpunkte senkrecht stehen muss) verlangt hier wieder eine bestimmte Resultirende der Spannungen der einzelnen Fasern. Die Richtung der Resultirenden müsste die Durchschnittslinie der Ebene des Muskels mit derjenigen Ebene sein, welche durch den Ansatzpunkt des Muskels zur Momentaxe gelegt werden kann. Nun würde offenbar, wie die Anschauung ohne Weiteres lehrt, die erforderliche Resultirende dann mit der geringsten Spannungssumme erzielt werden, wenn sich nur diejenige Faser des Muskels und zwar mit dem ganzen Betrage der Resultirenden spannte, welche in die Richtung der Resultirenden fällt, während die Spannungen der sämmtlichen übrigen Fasern gleich Null bliebe. Oder, wenn man nicht in jeder zwischen den beiden Grenzfasern eingeschlossenen Richtung des fächerförmigen Muskels eine Faser annehmen wollte, würde die erforderliche Resultirende dadurch mit der geringsten Spannungssumme hervorgebracht werden, dass ausschliesslich diejenigen beiden Fasern gespannt würden, welche mit der Richtung der Resultirenden die kleinsten Winkel einschliessen und dass wiederum die sämmtlichen übrigen Fasern ganz ungespannt blieben. Dass diese Folgerung ungereimt ist, leuchtet ein. Es werden sich

vielmehr höchst wahrscheinlich immer alle Muskelfasern resp. ganzen Muskeln an der Hervorbringung eines Momentes betheiligen, zu dem sie vermöge ihrer Lagerung überhaupt etwas beitragen können. Dies annehmen heisst aber im Hinblick auf das unzweifelhaft gültige Princip der kleinsten Anstrengung annehmen: das Gefühl der Anstrengung wird um so kleiner, auf je mehr Fasern die erforderliche Spannung vertheilt ist. Hierin liegt implicite der Satz, dass das Gefühl der Anstrengung in einer einzelnen Muskelfaser nicht ihrer Spannung proportional, sondern rascher als diese wächst. Von diesem höchst bemerkenswerthen Satze giebt nun FUCHS in der citirten Abhandlung noch einen exakteren Beweis, in welchen kaum irgend eine Annahme eingeht, welche nicht die grösste Wahrscheinlichkeit für sich hätte.

Es mögen, um das Problem möglichst allgemein zu fassen, auf das arthrodisch gedachte Gelenk $\nu$ Muskelfasern (resp. Muskeleinheiten) beliebig im Raume vertheilt wirken. Sei nun das Gefühl der Anstrengung, welches durch die Spannung $p$ der Muskeleinheit hervorgebracht wird, eine Funktion der Spannung, die mit $f(p)$ bezeichnet wird[1], und man verlange, dass mit dem geringsten Gefühl von Anstrengung ein Moment erzeugt wird, dessen Komponenten $L$, $M$, $N$ sind, dann ist erstens die Bedingung für das Minimum der Anstrengung

$$d\,[f(p_1)+f(p_2)+\dots f(p_\nu)]=0$$

oder (a) $$f'(p_1)\,dp_1+f'(p_2)\,dp_2+\dots f'(p_\nu)\,dp_\nu=0.$$

Wären die Differentiale $dp$ alle von einander unabhängig, so könnte diese Gleichung nur dadurch erfüllt werden, dass die sämmtlichen Derivirten $f'(p)$ Null wären und die Gleichung zerfiele in $\nu$ Gleichungen

$$f'(p_1)=0;\quad f'(p_2)=0\ \text{etc.},$$

woraus die sämmtlichen Werthe der $p$ zu berechnen wären. In unserer Aufgabe aber sind durch das System der Differentiale $dp$ noch drei Gleichungen zu erfüllen, die sich durch Differentiation der drei Gleichungen (I.) S. 314 ergeben, d. h. es muss sein

$$\sum_{\mu=1}^{\mu=\nu}(l_\mu\,dp_\mu)=0;\quad \sum_{\mu=1}^{\mu=\nu}(m_\mu\,dp_\mu)=0;\quad \sum_{\mu=1}^{\mu=\nu}(n_\mu\,dp_\mu).$$

Mittels dieser drei Gleichungen lassen sich aus der Gleichung (a) drei der Differentiale $dp$ eliminiren, die $\nu-3$ übrigen sind dann aber von einander unabhängig und ihre $\nu-3$ Koefficienten müssen einzeln $=0$ sein. (a) zerfällt dadurch in $(\nu-3)$ Gleichungen, dazu kommen noch die drei Gleichungen (I.) von S. 314, so dass man im Ganzen $\nu$ Gleichungen hat zwischen den Konstanten des Problems und den $\nu$ unbekannten Grössen $p$, woraus diese letzteren bestimmt werden können.

Es begreift sich leicht, dass eine Durchführung der numerischen Rechnung nur in einfacheren Fällen lohnen könnte, wo wenige Muskeln, wie z. B. am Augapfel mitwirken. Von solchen Anwendungen auf wirk-

---

[1] FUCHS hat noch die Länge der Fasern mit in Betracht gezogen, was aber hier unterbleiben mag, da sie aus der Gleichung, durch welche die Entscheidung der Frage herbeigeführt wird, doch wieder herausfällt.

liche Mechanismen ganz absehend, wollen wir den einfachsten schematischen Fall noch etwas weiter zergliedern, um die oben schon angedeutete principielle Folgerung daraus zu ziehen. Wir denken uns bloss eine beliebige Anzahl paralleler gleich langer Fasern, die mit einer strangförmigen Sehne an einem Punkte des beweglichen Knochens angreifen. Dann ziehen sich die überhaupt bezüglich des Momentes zu stellenden Bedingungen zurück auf die eine Gleichung

$$p_1 + p_2 \ldots p_\nu = P,$$

wenn $P$ die resultirende an den Knochen ziehende Gesammtspannung bedeutet und an die Stelle der drei Gleichungen zwischen den Differentialen ($dp_1$ etc.) tritt die Gleichung

$$\sum_{\mu=1}^{\mu=\nu} (dp_\mu) = 0,$$

mit deren Hilfe nur eines der Differentiale aus der Gleichung

$$f'(p_1)\,dp_1 + f'(p_2)\,dp_2 + \ldots f'(p_\nu)\,dp_\nu = 0 = \sum_{\mu=1}^{\mu=\nu} f'(p_\mu)\,dp_\mu,$$

welche die Bedingung des Minimums der Anstrengung ausdrückt, eliminirt werden kann. Die Eliminationsgleichung ist offenbar, wenn $dp_1$ eliminirt wird

$$[f'(p_2) - f'(p_1)]\,dp_2 + [f(p_3) - f'(p_1)]\,dp_3 + \ldots$$
$$[f'(p_\nu) + f'(p_1)]\,dp_\nu = 0$$

und da sie nur erfüllt sein kann, wenn die Koefficienten der noch übrigen ($\nu - 1$) vollständig von einander unabhängigen Differentiale $dp_2 \ldots dp_\nu$ einzeln $= 0$ sind, so hat man

$$f'(p_1) = f'(p_2) = f'(p_3) = \ldots f'(p_\nu),$$

was, Eindeutigkeit der Funktion $f(p)$, vorausgesetzt, die ($\nu - 1$) Gleichungen

$$p_1 = p_2 = \ldots p_\nu$$

zur Folge hat. Dazu kommt noch die Gleichung

$$p_1 + p_2 + \ldots p_\nu = P,$$

so dass sich schliesslich ergiebt

$$p_1 = \frac{P}{\nu},$$
$$p_2 = \frac{P}{\nu},$$
$$\vdots \quad \vdots$$
$$p_\nu = \frac{P}{\nu}.$$

Die Gleichung

$$\sum_{\mu=1}^{\mu=\nu} f'(p_\mu)\,.\,dp_\mu = 0$$

kann nun aber sowohl die Bedingung dafür ausdrücken, dass die Summe $\sum_{\mu=1}^{\mu=\nu} f(p_\mu)$ ein Maximum als dafür, dass sie ein Minimum ist. Ob ein Maximum oder ein Minimum stattfindet, das hängt bekanntlich von der Beschaffenheit der zweiten Derivirten $f''(p)$ ab, ist sie an der untersuchten

Stelle der Funktion positiv, so haben wir ein Minimum, im entgegengesetzten Falle ein Maximum. Es dürfte keine gewagte Annahme sein, dass die Funktion $f(p)$ in dem hier überall in Betracht kommenden Werthintervalle von Null bis über $\frac{P}{\nu}$ hinaus graphisch dargestellt keinen Wendepunkt zeigen würde, d. h. dass in diesem Werthintervalle $f''(p)$ sein Vorzeichen nicht ändert. Da es nun aber gar keinen Sinn hätte, sich vorzustellen, dass ein Moment mit dem Maximum der Anstrengung hergestellt wird, so ist man gezwungen anzunehmen, dass für alle Werthe von $p$ von Null bis zu den höchsten in Betracht kommenden Werthen $f''(p)$ immer positiv bleibt, d. h. dass das Gefühl der Anstrengung rascher wächst als die Spannung der Muskelfaser, was zu beweisen war.

Das Ergebniss der vorstehenden Betrachtung gewinnt ein noch höheres Interesse, wenn man an der Hand des Zweckmässigkeitsprincipes weiter folgert, von welchem Vorgange in der Muskelfaser das Gefühl von Anstrengung der subjektive Ausdruck sein muss. Es ist a priori ersichtlich und in den letzten Jahrzehnten sehr oft ausgesprochen, dass eine organische Species nur dann bestehen kann, wenn im Bewusstsein des Individuums im Allgemeinen solche Vorgänge mit dem Gefühle der Lust verknüpft sind oder als erstrebenswerth vorgestellt werden, welche der Existenz des Individuums resp. der Existenz der Gattung von Vortheil sind, und dass das Gefühl der Unlust (die möglichst vermieden wird) sich an solche Vorgänge knüpft, welche dem Individuum seine Erhaltung und Fortpflanzung erschweren. Nun wird aber offenbar dem thierischen Subjekte im Bereiche seiner Muskelsubstanz nichts mehr förderlich sein, als wenn es die zu seinen Zwecken nöthigen Bewegungen mit möglichst kleinem Aufwande von Brennmaterial ausführen kann. Es würde also eine überaus zweckmässige und darum sehr wahrscheinliche Einrichtung sein, wenn gerade der zu meidende Verbrauch von Brennmaterial, d. h. die Intensität des chemischen Processes ihren subjektiven Ausdruck fände in dem faktisch möglichst gemiedenen Gefühle der Anstrengung. So gipfelt also der hier mitgetheilte Gedankengang der Abhandlung von FUCHS in den beiden Sätzen: Bei allen instinktiv ausgeführten Bewegungen vertheilen sich die Spannungen auf die mitwirkenden Muskeln so, dass das beabsichtigte Moment mit dem geringsten Aufwand an Brennmaterial hervorgebracht wird, und dass der Verbrauch von Brennmaterial zur Hervorbringung einer bestimmten Muskelspannung — alles übrige gleichgesetzt — nicht dem Werthe dieser Spannung proportional wächst, sondern rascher als er.

---

# SPECIELLER THEIL.

## ERSTES CAPITEL.

## Das aufrechte Stehen.

Der Lehre von der Fortbewegung des Menschen auf ebenem Boden ist es zweckmässig eine Erörterung des aufrechten Stehens vorauszuschicken. Man versteht hierunter jede Gleichgewichtslage des ganzen Körpers, bei welcher er bloss durch die Fusssohlen unterstützt ist und bei der die Längserstreckungen der Hauptabschnitte des ganzen Körpers annähernd in dieselbe Richtung fallen. Selbstverständlich ist allen solchen Gleichgewichtslagen das gemeinsam, dass ein durch den Schwerpunkt des gesammten Körpers gehendes Loth die Bodenfläche in einem Punkte schneiden muss, welcher im Inneren eines Polygones liegt, das Berührungspunkte der Fusssohlenflächen mit dem Boden zu Eckpunkten hat. Die grösste Figur derart an der Bodenfläche, innerhalb deren der Fusspunkt des Lothes durch den Schwerpunkt sicher liegen muss, hat zu Umfangsstücken die beiden äusseren Fussränder und die beiden geraden Verbindungslinien der Fussspitzen und Fersen. Im Uebrigen kann die Lage der einzelnen Körpertheile noch eine sehr verschiedene sein. Es ist nur die Bedingung zu erfüllen, dass die Kräfte, welche auf die einzelnen gegeneinander beweglichen Abschnitte wirken, sich Gleichgewicht halten. Da unter diesen Kräften willkürlich veränderliche Muskelspannungen überall in grosser Zahl vorhanden sind, so kann diese Bedingung offenbar bei sehr verschiedenen Lagen der Theile gegeneinander erfüllt sein. Man wird aber fragen können, in welcher gegenseitigen Lage der Theile lässt sich das Gleichgewicht mit dem geringsten Aufwande von Muskelspannungen erhalten?

Um das Problem nicht allzusehr zu verwickeln, mag der Rumpf mit Hals und Becken als eine starre Einheit angesehen werden.

deren Theile unter einander unveränderlich verbunden sind, was auch, wenn nicht bedeutende gestaltverändernde Kräfte ins Spiel kommen, annähernd richtig ist. Auch die Arme mögen senkrecht herabhängend mit dem Rumpf in fester Verbindung gedacht werden. Es kommen also noch folgende Theile als gegeneinander beweglich in Betracht: 1. Kopf, 2. Rumpf, 3. Oberschenkel, 4. Unterschenkel, 5. Füsse; die drei letzten Abschnitte sind zwar paarig vorhanden, aber wenn wir bloss symmetrische Stellungen untersuchen, kann man je ein Paar für eine Einheit gelten lassen. In dem für die Erhaltung des Gleichgewichtes ungünstigsten Falle sind je zwei dieser fünf Abschnitte immer nur gegeneinander beweglich, um eine wagrechte Axe, nämlich der Kopf gegen den Hals, um die gemeinsame von rechts nach links gehende Axe der Atlasgelenke (wenn man von seitlichen Neigungen absieht). Das Becken gegen die Oberschenkel um die Verbindungslinie der beiden Drehpunkte der Hüftgelenke, die Oberschenkel gegen die Unterschenkel um die Gerade, welche beide Knieaxen enthält, die in eine Richtung fallen mögen, die Unterschenkel gegen die Füsse um die ebenfalls zunächst in einer Richtung gedachten Axen der Astragalusrollen. Beiläufig bemerkt wäre es für die Erhaltung des Gleichgewichtes weniger ungünstig, wenn die Knieaxen und Astragalusaxen nicht in je eine Richtung fallen, wie später zu erörtern ist.

Selbst jenen ungünstigten Fall gesetzt, scheint es nun eine Lage der Theile zu geben, bei welcher g a r k e i n e Muskelspannung zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes erforderlich ist. Es brauchten nämlich nur die sämmtlichen Drehungsaxen und die Schwerpunkte der verschiedenen Körperabschnitte in ein und derselben vertikalen Ebene zu liegen. Dann wären die Momente der Schwere bezüglich aller Axen, um welche eine Drehung stattfinden kann, gleich Null, und es wäre also ohne Hülfe irgend welcher Muskelkraft Gleichgewicht vorhanden. Dies Gleichgewicht wäre aber l a b i l und seine Erhaltung würde eine grosse Aufmerksamkeit erfordern, indem bei jeder Störung eine willkürliche Muskelspannung zur Wiederherstellung erforderlich wäre. Wie schwierig es aber ist, ein labiles Gleichgewicht zu erhalten, davon kann man sich überzeugen, wenn man sich auf eine scharfe Kante stellt. Es liegt daher der Gedanke nahe, dass die in Rede stehende Gleichgewichtslage mit senkrecht übereinander liegenden Axen und Schwerpunkten keineswegs die bequemste Art des aufrechten Stehens ist. Zwar könnte es scheinen, als ob diesem Gleichgewichte die blosse Elasticität der ruhenden Muskeln schon Stabilität verliehe. In der That, wenn ein Körper-

abschnitt aus dieser Lage etwas nach hinten weicht, so werden die vorn an ihm angebrachten Muskeln etwas gedehnt und folglich gespannt, während die Antagonisten noch mehr erschlafft werden, es wird also dem durch das Ausweichen entstehenden Momente der Schwere nach hinten, ein Moment elastischer Kräfte nach vorn entgegenwirken. Bei vollkommen ruhender Muskulatur wird aber ganz sicher dies Moment bei weiterem Ausweichen nicht so rasch wachsen als das Moment der Schwere und folglich wird das Gleichgewicht doch immer noch labil sein. Stabil kann es erst dann werden, wenn die Muskeln auf beiden Seiten im Erregungszustande sind, so dass schon bei einer kleinen Dehnung auf der einen Seite ein grosser Zuwachs der Spannung und eine bedeutende Minderung derselben auf der anderen Seite statthat. Es wäre daher wohl möglich, dass wir bequemer stehen, wenn wir die antagonistischen Muskeln in Spannung versetzen und dem Momente der einen durch ein Moment der andern Gleichgewicht halten, was eine anscheinende Verschwendung von Muskelanstrengung ist. Es würde uns aber die fortwährende Aufmerksamkeit und die abwechselnde Zusammenziehung der einen und der andern Muskelgruppe ersparen. Genau untersucht ist übrigens dieser Gegenstand noch nicht und es dürfte wohl die Mühe lohnen, auszumitteln, welcher Spannungsgrad antagonistischer Muskelgruppen erforderlich ist, um das Gleichgewicht bei senkrecht über den Axen liegenden Schwerpunkten stabil zu machen. Mag sich dies verhalten wie es wolle, jedesfalls wäre am allerzweckmässigsten eine Lage des Körpers beim aufrechten Stehen, in welcher die Stabilität des Gleichgewichtes gesichert wäre ganz oder theilweise durch Kräfte, die nicht in aktiver Muskelanstrengung ihren Ursprung haben. In diesem Sinne hat H. Meyer[1] das Problem des aufrechten Stehens gefasst und gelöst, und zwar ist er zu folgendem Ergebnisse gekommen.

Was zunächst die Feststellung des Kopfes auf dem Rumpfe betrifft, so wird man allerdings von anderen als Muskelkräften absehen müssen. Der Schwerpunkt des Kopfes liegt faktisch beim aufrechten Stehen meist vor der Gelenkaxe und dem Moment der Schwere des Kopfes kann ohne grosse Anstrengung durch Spannung der gewaltigen Nackenmuskulatur Gleichgewicht gehalten werden.

Das Hauptinteresse bieten die an den Hüftgelenken wirkenden Kräfte. Bekanntlich zieht von der Spina oss. ilium anterior inferior ein mächtiges Band zur Linea intertrochanterica des Oberschenkels

---

1 H. Meyer, Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1853. S. 9.

vorn über das Gelenk herab das Lig. ileofemorale superius. Seiner Lage nach muss dieses Band die Extension des Schenkels beschränken und zwar bei auswärts gerolltem Schenkel schon früher als bei einwärts gerolltem. MEYER behauptet nun, gestützt auf Versuche an der Leiche und Beobachtung am Lebenden, dass bei der bequemsten aufrechten Stellung das Loth durch den Schwerpunkt des Rumpfes (das durch die Mitte der Brust geht) hinter der Verbindungslinie der Hüftdrehpunkte herabfalle und dass dem so entstehenden Momente der Schwere nach hinten das nach vorn drehende Moment der Spannung der beiden Ligg. ileofemoralia Gleichgewicht halte, sowie die Schenkel ein wenig nach auswärts gerollt sind, was bei der natürlichen aufrechten Stellung eben der Fall sei. Dies Gleichgewicht ist stabil, denn wenn auch bei weiterer Rückwärtsdrehung des Beckens das Moment der Schwere zunimmt, so nimmt doch dabei das Moment der Bandspannung in noch weit höherem Maasse zu, da die einmal entfalteten Bandmassen einen sehr grossen Elasticitätskoefficienten haben, d. h. fast unausdehnbar sind.

Der Behauptung MEYER's entgegen hat PAROW[1] allerdings durch zahlreiche Messungen am Lebenden dargethan, dass faktisch bei ganz bequemem aufrechten Stehen der Schwerpunkt des Rumpfes nahezu senkrecht über der Verbindungslinie der Hüftdrehpunkte liegt. Mag das immerhin häufig der Fall sein, d. h. mögen viele Personen die Aufrechterhaltung eines labilen Gleichgewichtes in den Hüftgelenken vorziehen, so behält doch die MEYER'sche Konstruktion einer aufrechten Stellung ihr Interesse, bei welcher durch blosse Gelenkeinrichtungen mit möglichster Meidung von Muskelspannung ein stabiles Gleichgewicht stattfindet, auch dürfte kaum zu bezweifeln sein, dass die von MEYER konstruirte und erörterte Stellung in Wirklichkeit öfters beliebt wird. Wir folgen daher diesen Erörterungen weiter. Die Kniegelenke befinden sich im Zustande extremer Streckung und das Loth durch den gemeinsamen Schwerpunkt von Rumpf und Oberschenkeln durch das Promontorium des Beckens gehend fällt nur ganz wenig hinter die Kniegelenkaxen. Dass dem hierdurch bedingten beugenden Momente der Schwere nicht etwa die Spannung der Extensores cruris Gleichgewicht hält, davon kann man sich leicht überzeugen. Man findet nämlich bei jedem unbefangen aufrecht stehenden Menschen die Patella leicht beweglich, d. h. also das Ligamentum patellae schlaff. MEYER macht nun sehr scharfsinnig darauf aufmerksam, dass das Moment der Schwere selbst am Hüftgelenk dem Mo-

1 PAROW, Arch. f. pathol. Anat. XXXI.

mente der Schwere am Kniegelenk Gleichgewicht hält. Vermöge der Gestaltung der Kniekondylen kann nämlich der Uebergang des Femur aus der äussersten Streckung an der Tibia in eine gebogene Lage nicht bewerkstelligt werden ohne einige Rotation des Femur nach aussen. Diese aber hindert das Moment der Rumpfschwere am Hüftgelenke, indem es, wie wir sahen, das Lig. ileofemorale superius anspannt, welches seinerseits eine weitere Rotation nach aussen und mithin eine Flexion des Knies nicht zulässt. Man kann diese Behauptung nach dem Principe der virtuellen Geschwindigkeiten auch so formuliren: Wenn das Kniegelenk aus der gedachten Streckstellung heraus um einen verschwindend kleinen Winkel gebogen werden soll, so würde die damit untrennbare Rotation der Femora in den Hüftgelenken nach aussen unter Vermittelung der nicht weiter ausdehnbaren Ligg. ileofemoralia den Rumpf so viel nach vorn drehen, dass durch diese Drehung der Schwerpunkt des Körpers mehr stiege als er durch die Beugung im Knie sinkt, d. h. die erste verschwindend kleine Drehung um die Knieaxen nach hinten würde nicht möglich sein, ohne dass im Ganzen der Schwerpunkt stiege. Ein strenger Beweis hierfür ist von Meyer nicht geliefert, aber es kann sich sehr wohl so verhalten.

Betrachten wir endlich die Drehung der beiden Unterschenkel an den Astragalusrollen. Das Loth durch den gemeinsamen Schwerpunkt von Rumpf und Bein fällt vor die Astragalusaxen, welche übrigens bei der vorausgesetzten Auswärtsstellung der Füsse nicht in eine gerade Linie fallen. Es ist daher ersichtlich, dass ein Vornüberfallen der Beine in den Astragalusrollen nicht möglich ist, ohne gleichzeitige Beugung der Kniegelenke. Alle Momente also, welche dieser Beugung widerstreben, werden auch einen entsprechenden Theil des um die Astragalusrollen nach vorn drehenden Momentes der Schwere aufwiegen. Da aber, wie wir sahen, unter den das Knie streifenden Momenten das der Spannung des Lig. ileofemorale superius eine wesentliche Rolle spielt, so trägt es auch zur Aequilibrirung des Körpers auf den Astragalusrollen bei. Doch glaubt Meyer — und wohl mit Recht —, dass es allein nicht ausreiche, und dass daher eine Spannung der Extensores pedis beim aufrechten Stehen unentbehrlich sei. Eine numerische Bestimmung der bei dieser sinnreichen Theorie Meyer's in Betracht kommenden Kräfte dürfte wohl die Mühe lohnen.

## ZWEITES CAPITEL.

# Das Gehen.

Die in den nachstehenden Abschnitten gegebene Darstellung des Gehens und Laufens hält sich im Ganzen genau an die Mechanik der Gehwerkzeuge der Gebr. Weber, welche durch die Arbeiten späterer Forscher nur ganz unwesentliche Zusätze erfahren hat.

Beim natürlichen Gehen auf ebenem Boden wird der Schwerpunkt des Rumpfes mit nahezu konstanter Geschwindigkeit in nahezu horizontaler Bahn fortbewegt. Es müssen daher im Ganzen die auf denselben wirkenden Kräfte sich im Gleichgewicht halten, so dass weder Beschleunigung noch Verzögerung eintritt. Solcher Kräfte sind aber jederzeit drei im Spiele: 1. der Widerstand der Luft, welcher die vorhandene Geschwindigkeit zu verkleinern strebt, 2. die Schwere, welche dem Schwerpunkt des Rumpfes eine Beschleunigung senkrecht abwärts zu ertheilen strebt, 3. die Spannung der Muskeln, welche die Gelenke des an den Boden angestemmten Beines gerade zu strecken und dadurch die Entfernung zwischen dem Schenkelkopfe und dem an den Boden angestemmten Punkte zu vergrössern strebt. Der Gesammteffekt dieser Spannungen, die „Streckkraft des Beines“ wirkt also wie eine abstossende Kraft in der jeweiligen Richtung von dem angestemmten Punkte nach dem Schenkelkopfe, in welchem wir einstweilen die ganze Masse des Rumpfes vereinigt denken können.

Das Gegeneinanderwirken dieser drei Kräfte ist nun genauer in den einzelnen Phasen eines Schrittes zu untersuchen, wobei sich zeigen wird, dass das Gleichgewicht nicht immer genau statt hat und somit kleine periodische Schwankungen der Geschwindigkeit und der Höhe des Schwerpunktes über dem Horizonte beim Gehen unvermeidlich sind.

Die Dauer jedes Schrittes zerfällt in zwei ungleiche Abschnitte, während des einen meist kleineren berühren beide Füsse den Boden, während des anderen ist nur der eine Fuss an den Boden angestemmt, das andere Bein hängt frei am Rumpfe und schwingt von hinten nach vorn. Man kann somit die periodisch wechselnden Lagen jedes Beines beim Gehen durch folgendes Schema veranschaulichen, wo ein gerader Strich das Stemmen am Boden, ein Bogen das freie

Schwingen eines Beines bezeichnet, die obere Linie bezieht sich auf das linke, die untere auf das rechte Bein.

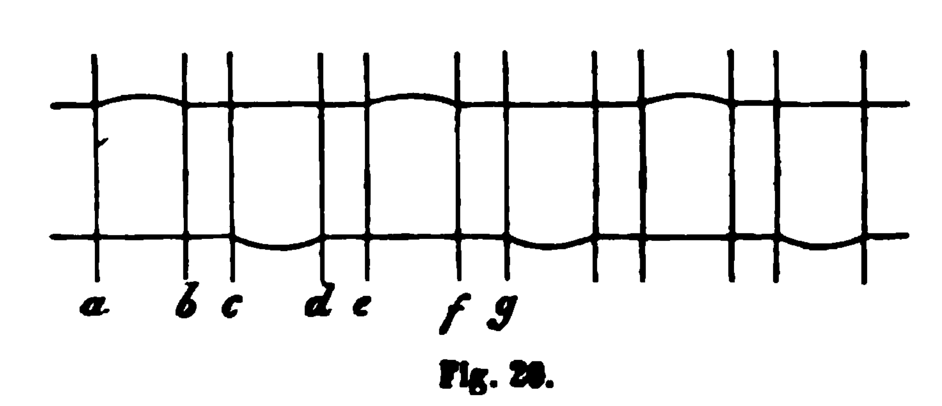



Fig. 20.

Unter der Dauer zweier Schritte ist selbstverständlich zu verstehen die Zeit von einem beliebigen Augenblicke bis zu dem nächstfolgenden, in welchem sämmtliche Theile des Körpers wieder genau in derselben relativen Lage und in demselben Bewegungszustande sich befinden, wie im ersten. Diese Dauer einer ganzen Periode des periodischen Bewegungszustandes der Beine beim Gehen zerfällt in zwei gleiche Abschnitte, so dass in jedem Augenblicke des zweiten Abschnittes das rechte Bein sich in der relativen Lage zum Körper und in dem Bewegungszustande befindet, in welchem sich im entsprechenden Augenblicke des ersten Abschnittes das linke befand. Die Dauer eines solchen Abschnittes heisst eine Schrittdauer. Im Schema (Fig. 20) ist beispielsweise die durch den Zwischenraum zwischen *a* und *e* dargestellte Zeit die Dauer zweier Schritte, welche von dem Augenblick (*a*), wo der linke Fuss vom Boden gehoben wird, reicht bis zu dem Augenblicke (*e*), wo er abermals erhoben wird, nachdem er inzwischen von *a* bis *b* frei geschwungen hatte und von *b* bis *e* an den Boden angestemmt war. Die ganze Periode *ae* zerfällt nun in die zwei Schritte *ac* und *ce*, so dass von dem Augenblicke *c* an, wo der rechte Fuss den Boden verlässt, sowie der linke im Augenblicke *a*, bis zu dem Augenblicke *e* eben der rechte Fuss genau die Bewegungen ausführt, welche der linke während der Zeit *ac* ausführte, nämlich Schwingung (von *c* bis *d*) und Aufsetzen auf den Boden (*d* bis *e*). Umgekehrt thut von *c* bis *e* der linke Fuss genau das, was während der Zeit *ac* der rechte that, nämlich er stemmt sich gegen den Boden.

Betrachten wir jetzt die Vorgänge genauer, deren Rhythmus in seinen allgemeinsten Zügen durch das Schema Fig. 20 dargestellt ist. Wir wollen ausgehen von dem Augenblicke *a* (Fig. 20), wo der linke Fuss den Boden verlässt. Das linke Bein war in diesem Augenblicke zum Maximum gestreckt und berührte nur noch mit der Fussspitze den Boden. Die Richtung von diesem Berührungspunkt zum Schenkelkopf ist schräg von hinten und unten nach oben und vorn und bildet die Hypothenuse eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen eine Kathete die Höhe des Schenkelkopfes über der Bodenfläche ist. In dem Augenblicke, wo der linke Fuss vom Boden gelöst wird, muss

das Loth durch den Schwerpunkt des Körpers in den Bereich der den Boden berührenden rechten Fusssohlenfläche fallen. Fiele es nämlich weit hinter dessen Ferse, so würde die Schwere nach Lösung des linken Fusses den Körper um die Ferse des rechten als Stützpunkt nach hinten umwerfen, was auch durch die Streckkraft dieses Beines nicht verhindert werden könnte. Ein klein wenig hinter die Ferse des rechten Fusses dürfte allerdings das Loth durch den Schwerpunkt noch fallen, da die Masse des Körpers im gedachten Augenblicke eine gewisse Geschwindigkeit nach vorn hat, die sich mit der Beschleunigung durch die Schwere nach abwärts zu einer Bewegung nach vorn und unten zusammensetzen würde und also auch ohne Hülfe des hinten nicht mehr angestemmten linken Beines den Schwerpunkt des Körpers noch gerade über die rechte Fusssohle bringen könnte. Faktisch steht aber beim normalen Gehen der Schenkelkopf und mithin auch etwa der Schwerpunkt des Körpers in dem betrachteten Augenblicke ziemlich genau senkrecht über der Ferse des rechten Fusses, wie unter Nr. 1 in Fig. 21 zu sehen ist. Es folgt nun also eine Zeit, während welcher der rechte Fuss allein den Körper unterstützt. Vermöge des Zusammenwirkens der vorhandenen Geschwindigkeit und der Schwere würde der Körper nach vorn herunter fallen. Dies wird aber dadurch verhindert, dass sich das bis dahin gebogen gewesene rechte Bein streckt und zwar zunächst bloss im Kniegelenk, während im Sprunggelenke die Beugung noch eine Zeit lang fortgeht (s. Nr. 1, 2, 3, 4, Fig. 21), so rückt also der Schwerpunkt statt nach vorn und unten *bloss nach vorn* weiter, ja indem die Streckkraft des Beines ein wenig über die Schwere überwiegt, wird er sogar ein wenig gehoben (Nr. 5, Fig. 21). Ist der Schwerpunkt des Körpers gerade senkrecht über den Grosszehenballen des rechten Fusses gekommen, dann hebt die Wirkung der schon etwas vorher in Spannung versetzten Strecker des Sprunggelenkes die Ferse des rechten Fusses vom Boden auf, der nunmehr bloss noch mit dem Ballen angestemmt bleibt. Noch immer fährt das rechte Bein fort, sich zu verlängern, jetzt aber eben nur noch durch Streckung im Sprunggelenke, da das Kniegelenk die volle Streckung schon erreicht hat. Durch diese Fortsetzung der Streckung wird der Schenkelkopf und mit ihm der Schwerpunkt des Körpers in fast genau wagrechter Richtung nach vorn weiter getragen. Das rechte Bein durchläuft so die in Fig. 21 mit den Ziffern 6—18 bezeichneten Lagen. Inzwischen ist der im Anfang der betrachteten Zeit vom Boden gelöste linke Fuss am rechten vorüber frei durch die Luft nach vorn gegangen und wird, noch ehe

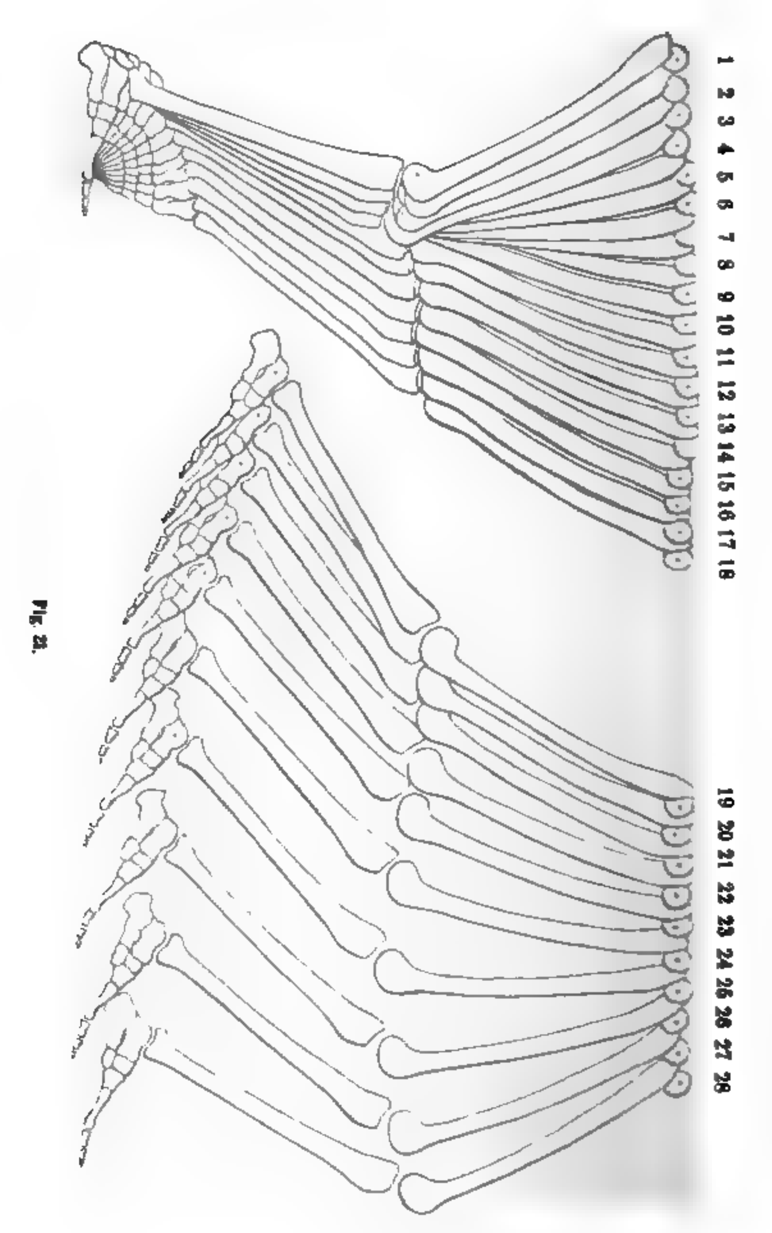



Fig. 21.

die Streckung des rechten ganz vollendet ist, also bevor das rechte Bein die Lage Nr. 18 erreicht hat, wieder aufgesetzt und zwar so, dass seine Ferse mehr oder weniger weit vor dem Loth durch den Schwerpunkt den Boden berührt. Das rechte ebenfalls noch ange-

stemmte Bein fährt wie gesagt noch fort, sich zu strecken, jetzt aber hält die senkrechte Komponente seiner Streckkraft nicht mehr ganz der Schwere Gleichgewicht, so dass der Schenkelkopf mit dem Schwerpunkte in dem nun folgenden kurzen Stadium, während dessen beide Füsse den Boden berühren, ein wenig sinkt (Nr. 14—18, Fig. 21), wobei sich also das eben vorn aufgesetzte linke Bein noch etwas biegen muss. Dies dauert so lange, bis der auch beim Sinken natürlich noch immer stetig vorrückende Schwerpunkt des Körpers senkrecht über der Ferse des linken Fusses gekommen ist. In diesem Augenblicke wird das nunmehr vollständig ausgestreckte rechte Bein vom Boden gelöst. Die Lösung des Fussballens vom Boden erfolgt theils infolge einer kleinen Erhebung des ganzen Körpers, welche in dem betrachteten Augenblick durch Streckung des jetzt genau senkrecht angestemmten linken Beines bewirkt wird, theils infolge einer Verkürzung des rechten Beines, welche zunächst durch Biegung im Knie bewerkstelligt wird. Sowie einmal diese Lösung geschehen ist kann schon die blosse Schwere das nunmehr frei hängende rechte Bein nach vorn beschleunigen und das vorn aufgesetzte linke einholen machen. Die Fortschreitungsgeschwindigkeit des ganzen Körpers nach vorn hat nämlich die Masse des rechten Beines zum Theil so schon besessen, zum Theil wird sie ihm im ersten Momente nach der Lösung des Fusses durch den Zusammenhang der Gewebe zum Theil wohl auch durch eine aktive Zusammenziehung der Flexores femoris so gut wie augenblicklich beigebracht, die Schwere aber wirkt, da sein Schwerpunkt weit hinter dem Loth durch seinen Aufhängepunkt — den Drehpunkt des Hüftgelenkes — liegt mit einer Komponente beschleunigend nach vorn. Natürlich muss sich das frei schwingende Bein, je mehr es sich der senkrecht herabhängenden Lage nähert, noch weiter verkürzen, um den Boden nicht zu berühren: Diese Verkürzung geschieht grossestheils durch Hebung des Fusses. Die Lagen, welche das rechte Bein beim Schwingen bis etwa zur senkrechten Lage durchläuft, sind in Fig. 21 unter Nr. 19—28 dargestellt. Erst ganz zuletzt, nachdem es die senkrechte Lage schon überschritten hat, wird es wieder etwas gestreckt und zwar wohl ohne besonderes Zuthun aktiver Muskelanstrengung, indem ja bei der in Rede stehenden Lage die Schwere und die Trägheit den vom Loth nach hinten abweichenden Unterschenkel in die Lothlinie zu führen und somit den Winkel zwischen Ober- und Unterschenkel zu vergrössern strebt. Ist diese Streckung bis zu einem gewissen Maasse gekommen, so erreicht der rechte Fuss den Boden wieder, das rechte Bein knickt wieder merklich zusammen, so dass

der Schwerpunkt des Körpers resp. der Schenkelkopf sich dem Boden wieder etwas nähert. Indem er aber zugleich nach vorn weiter vorschreitet, kommt er wieder senkrecht über die Ferse des rechten Fusses und in diesem Augenblicke verlässt der linke Fuss abermals den Boden wie in dem Augenblicke, von welchem wir ausgegangen sind. Es ist also eine Periode von zwei Schrittdauern abgelaufen und es beginnt eine zweite, in welcher sich genau derselbe Cyklus von Bewegungen abspielt, wie der beschriebene.

Zu den bedeutendsten Gedanken der „Mechanik der Gehwerkzeuge" gehört der, dass die Bewegung des hängenden Beines von hinten nach vorn durch die senkrechte Lage hindurch eine wesentlich unter dem Einflusse der Schwere stattfindende Pendelschwingung ist. Soviel ich sehe, ist dieser Kardinalsatz der Lehre vom Gehen durch die Kritik einiger neuerer Autoren nicht wesentlich erschüttert. Besonders hat DUCHENNE gegen den WEBER'schen Satz pathologische Erfahrungen geltend gemacht, wonach die Lähmung des als Flexor femoris zu betrachtenden Tensor fasciae latae die normale Schwingung des Beines unmöglich machte. Mir scheint aus den Beobachtungen DUCHENNE's höchstens zu folgen, dass ganz geringe Muskelaktionen vielleicht erforderlich sind, um dem schwingenden Beine die kleinen Bewegungen zu ertheilen, welche es in der Horizontalprojektion ausführen muss, damit es richtig um das stemmende Bein herum komme und weder zu weit rechts, noch zu weit links aufgesetzt werde. Die eigentliche Hauptbewegung in der Profilprojektion wird gewiss, wie die Gebr. WEBER behauptet haben, so gut wie ausschliesslich unter dem Einflusse der Schwere, also nach Art des Pendels, ausgeführt. Nur ganz im Anfange möchte ich, wie oben schon ausgesprochen wurde, vermuthen, geben die Flexores femoris des Oberschenkels diesem Gliede einen kleinen Ruck nach vorn, um seiner ganzen Masse die volle Fortschreitungsgeschwindigkeit des Rumpfes zu ertheilen. Hierdurch wird dann wohl auch sogleich die zur Verkürzung des schwingenden Beines erforderliche Biegung des Kniegelenkes begünstigt, indem der Unterschenkel vermöge seiner Trägheit noch ein wenig hinter diesem Ruck des Kniees nach vorn zurückbleibt.

Dass ein am Rumpfe hängendes Bein so regelmässiger Pendelschwingungen fähig ist, hat zum grossen Theil seinen Grund darin, dass zwischen Pfanne und Schenkelkopf fast gar keine gleitende Reibung stattfindet, weil (s. S. 271) der Druck, der diese beiden Flächen zusammenpresst, nahezu gleich Null ist. Die den Schenkelknochen umgebenden Muskeln wirken nur dämpfend auf die Pendelschwin-

gungen, ähnlich wie wenn ein Pendel in einer Flüssigkeit schwingt, was zwar die Amplitude der Schwingungen rasch abnehmen macht, aber der Gleichheit ihrer Dauer keinen Abbruch thut.

Die WEBER'sche Lehre ist gewiss auch darin ganz im Rechte, dass die erstaunliche Regelmässigkeit des Ganges eben nur zu erklären sei aus dem Umstande, dass die Schwingung des Beines eine nicht durch willkürliche Muskelaktion gestörte regelmässige Pendelschwingung ist. In der That ist ja unter dieser Annahme die Gleichheit des grössten Theiles der Schrittdauer gesichert, sowie nur immer in derselben Lage des schwingenden Beines die Schwingung durch Aufsetzen unterbrochen wird, denn alsdann wird jedesmal derselbe Bruchtheil einer ganzen Schwingung vollendet, wozu immer die gleiche Zeit gebraucht wird.

Zu den wesentlichen Haupterscheinungen beim Gehen gehört noch eine gewisse Neigung des Rumpfes nach vorn, deren Nothwendigkeit leicht einzusehen ist. Die Resultirende des Widerstandes der Luft nämlich hat zum Angriffspunkte einen Punkt des Rumpfes, der jedesfalls hoch über den Schenkelköpfen liegt, während der Angriffspunkt der wagrechten Komponente der Streckkraft des Beines der Schenkelkopf oder die Pfanne selbst ist. Wenn nun auch diese beiden Kräfte einander gleich sind, so halten sie sich doch noch nicht Gleichgewicht, sondern sie bilden ein Kräftepaar, das eine Drehung des Rumpfes im Hüftgelenke nach hinten hervorzubringen strebt. Soll diese Drehung verhindert werden, so muss dem Momente dieses Paares ein entgegengesetztes Moment bezüglich der wagrechten Hüftaxe Gleichgewicht halten. Ein solches Moment ergiebt sich, wenn das Loth durch den Schwerpunkt des Rumpfes vor der Hüftaxe herabfällt, so dass die Schwere für sich eine Drehung nach vorn im Hüftgelenke hervorzubringen strebt. Dies Moment der Schwere wird offenbar um so grösser sein, je weiter der Rumpf vorgeneigt ist, und in der That findet man, dass die Vorneigung des Rumpfes um so grösser ist, je grösser der Luftwiderstand ist, also ceteris paribus je grösser die Geschwindigkeit des Ganges ist.

Die in der vorstehenden Beschreibung erwähnte abwechselnde Hebung und Senkung des Schwerpunktes erfordert eine zur Fortbewegung selbst nicht dienliche Muskelarbeit, welche also für den eigentlichen Zweck des Gehens überflüssig ist, und es könnte scheinen, als wäre diese Hebung und Senkung bloss eine durch grössere Geschicklichkeit vermeidbare unzweckmässige Gewohnheit. Dies ist aber nicht der Fall, es lässt sich vielmehr zeigen, dass ohne dieses abwechselnde Heben und Senken des Rumpfes ein einigermaassen

der Schwerpunkt des Körpers resp. der Schenkelkopf sich dem Boden wieder etwas nähert. Indem er aber zugleich nach vorn weiter vorschreitet, kommt er wieder senkrecht über die Ferse des rechten Fusses und in diesem Augenblicke verlässt der linke Fuss abermals den Boden wie in dem Augenblicke, von welchem wir ausgegangen sind. Es ist also eine Periode von zwei Schrittdauern abgelaufen und es beginnt eine zweite, in welcher sich genau derselbe Cyklus von Bewegungen abspielt, wie der beschriebene.

Zu den bedeutendsten Gedanken der „Mechanik der Gehwerkzeuge" gehört der, dass die Bewegung des hängenden Beines von hinten nach vorn durch die senkrechte Lage hindurch eine wesentlich unter dem Einflusse der Schwere stattfindende Pendelschwingung ist. Soviel ich sehe, ist dieser Kardinalsatz der Lehre vom Gehen durch die Kritik einiger neuerer Autoren nicht wesentlich erschüttert. Besonders hat Duchenne gegen den Weber'schen Satz pathologische Erfahrungen geltend gemacht, wonach die Lähmung des als Flexor femoris zu betrachtenden Tensor fasciae latae die normale Schwingung des Beines unmöglich machte. Mir scheint aus den Beobachtungen Duchenne's höchstens zu folgen, dass ganz geringe Muskelaktionen vielleicht erforderlich sind, um dem schwingenden Beine die kleinen Bewegungen zu ertheilen, welche es in der Horizontalprojektion ausführen muss, damit es richtig um das stemmende Bein herum komme und weder zu weit rechts, noch zu weit links aufgesetzt werde. Die eigentliche Hauptbewegung in der Profilprojektion wird gewiss, wie die Gebr. Weber behauptet haben, so gut wie ausschliesslich unter dem Einflusse der Schwere, also nach Art des Pendels, ausgeführt. Nur ganz im Anfange möchte ich, wie oben schon ausgesprochen wurde, vermuthen, geben die Flexores femoris des Oberschenkels diesem Gliede einen kleinen Ruck nach vorn, um seiner ganzen Masse die volle Fortschreitungsgeschwindigkeit des Rumpfes zu ertheilen. Hierdurch wird dann wohl auch sogleich die zur Verkürzung des schwingenden Beines erforderliche Biegung des Kniegelenkes begünstigt, indem der Unterschenkel vermöge seiner Trägheit noch ein wenig hinter diesem Ruck des Kniees nach vorn zurückbleibt.

Dass ein am Rumpfe hängendes Bein so regelmässiger Pendelschwingungen fähig ist, hat zum grossen Theil seinen Grund darin, dass zwischen Pfanne und Schenkelkopf fast gar keine gleitende Reibung stattfindet, weil (s. S. 271) der Druck, der diese beiden Flächen zusammenpresst, nahezu gleich Null ist. Die den Schenkelknochen umgebenden Muskeln wirken nur dämpfend auf die Pendelschwin-

in seinem horizontalen Fortschreiten merklich verzögert werden. Erst nachher, wenn das vorn aufgesetzte Bein eine mehr schräge Richtung angenommen hat, wird er wieder beschleunigt.

Dies Ergebniss der WEBER'schen Theorie des Gehens findet eine anschauliche Bestätigung in einer sinnreichen graphischen Darstellung MAREY'S. Er liess einen Mann im Kreise gehen und dabei eine leichte karousselartige Vorrichtung drehen. Die Axe derselben war zugleich die Axe eines feststehenden berussten Cylinders. Auf diese zeichnete der Stift eines MAREY'schen Kardiographen, der am Arme des Karoussels befestigt war, seine Spurlinie. Die Luft in der Trommel des Kardiographen kommunicirte durch einen Kautschukschlauch mit einem Luftraum, der in der elastischen Sohle des Gehenden eingeschlossen war. Der Kardiographenhebel wurde also jedesmal gehoben, wenn diese Sohle auftrat, und sank wieder, wenn dieselbe vom Boden gehoben wurde. Das wagrechte Fortschreiten der Zeichenspitze des Kardiographen giebt in verkleinertem Maassstabe genau den Fortschritt des Gehenden wieder. Um nun zu sehen, welche Zeit auf jeden Theil des wagrechten Vorschreitens verwendet wurde, liess MAREY durch einen Seitenzweig der Luftleitung auf den Kardiographenhebel noch eine Stimmgabel wirken, so dass derselbe neben den grösseren Schwankungen, die durch den Gang bewirkt wurden, noch kleine Schwingungen von immer gleicher Dauer ausführte. Auf diese Weise erhielt MAREY vom rechten Fusse eines Gehenden die mit $R$ bezeichnete Kurve der Fig. 22. Die mit

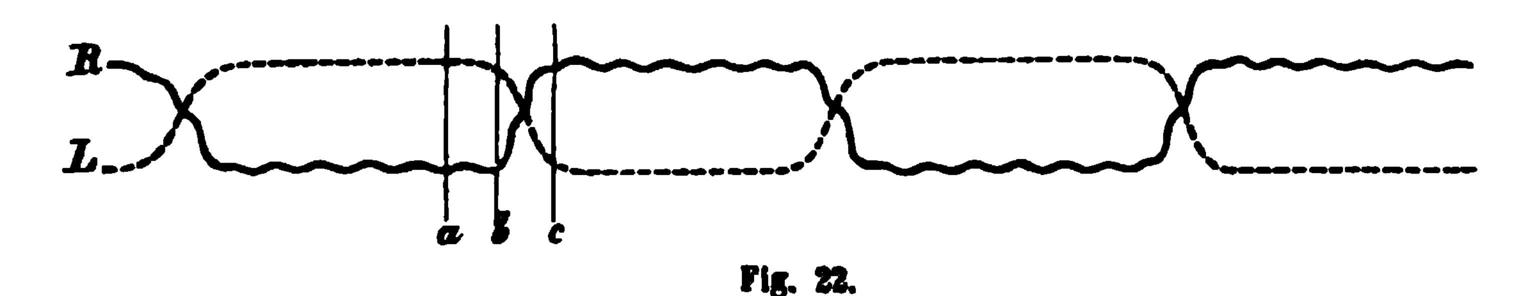



Fig. 22.

$L$ bezeichnete punktirte Kurve giebt eine Vorstellung von den gleichzeitigen Zuständen des linken Beines. Man sieht, dass während beide Füsse den Boden berühren und also das rechte Bein stemmend die senkrechte Lage passirt, der Schwerpunkt um eine der Linie $bc$ proportionale Strecke vorschreitet, auf diese Wegstrecke wird, wie die kleinen Wellen zeigen, die Zeit von zwei Schwingungen der Stimmgabel verwendet. Unmittelbar vorher hat der Schwerpunkt eine gleiche Wegstrecke $ab$ in etwa einer Schwingungsdauer zurückgelegt. Er hat also diese Wegstrecke mit etwa doppelter Geschwindigkeit durch laufen. Man kann aus der Kurve im Ganzen entnehmen, dass beim Aufsetzen eines Fusses der Körper offenbar zum Theil durch den

gleichmässiges Gehen gar nicht möglich wäre. Wenn nämlich die senkrechte Komponente der Streckkraft in jedem Augenblicke der Schwere des Körpers Gleichgewicht halten sollte, um die Senkung zu verhindern, so würde die wagrechte Komponente jener Kraft den Körper so stark beschleunigen, dass das schwingende Bein in der Zeit einer halben Schwingung nicht den Punkt erreichen könnte, wo es vorn wieder aufgesetzt werden muss, um die Rolle der Stütze zu übernehmen. Es müsste also, um das schwingende Bein doch so weit zu bringen, durch Muskelkräfte in seiner Schwingung beschleunigt werden, was voraussichtlich einen grösseren Aufwand von Anstrengung erforderte, als die geringe Hebung des Körpers bei jedem Schritte. Man lässt daher faktisch kurz ehe das schwingende Bein aufgesetzt wird die Streckkraft des hinten angestemmten Beines bedeutend abnehmen oder ganz aufhören zu wirken, so dass ihre senkrechte Komponente nicht mehr der Schwere Gleichgewicht hält und ihre wagrechte Komponente, die gerade in dieser Phase des Schrittes am grössten sein würde, keine erhebliche Beschleunigung nach vorn hervorbringt. So sinkt also in diesem Zeitraum der Rumpf ein wenig, um in dem bald folgenden Zeitraume, wo das vorn aufgesetzte Bein senkrecht steht, wieder um ebenso viel gehoben zu werden. Dieser Augenblick ist zur Erhebung der günstigste, weil in ihm die senkrechte Komponente der Streckkraft des letzteren am grössten ist. Diese vertikalen Schwankungen des Rumpfschwerpunktes betragen nach den Messungen der Gebr. Weber etwa 32 mm.

Aus den Betrachtungen, welche die Nothwendigkeit der vertikalen Schwankungen ergaben, lässt sich ferner folgern, dass die Geschwindigkeit, mit welcher der Körper beim Gehen wagrecht fortbewegt wird, nicht ganz konstant sein kann, dass vielmehr in dem Augenblicke, wo das vorn aufgesetzte Bein senkrecht steht und während eines unmittelbar vorhergehenden und nachfolgenden kleinen Zeitraumes die Geschwindigkeit des Rumpfes kleiner sein wird, als während des Zeitraumes, in welchem das eine Bein mehr schräg an den Boden angestemmt ist, während das andere frei schwingt. In der That sahen wir ja, dass kurz ehe das vordere Bein den Boden berührt, die Streckkraft des hinten noch angestemmten Beines und mithin die Beschleunigung nachlässt, und dass dann auch noch in den ersten Momenten nachdem das vorn aufgesetzte Bein in senkrechter Lage die Rolle des Stützens übernommen hat, die wagrechte Komponente seiner Streckkraft fast Null ist, so dass auch jetzt noch keine nennenswerthe nach vorn beschleunigende Kraft wirkt. In dem gedachten Zeitabschnitte muss also durch die Widerstände der Körper

in seinem horizontalen Fortschreiten merklich verzögert werden. Erst nachher, wenn das vorn aufgesetzte Bein eine mehr schräge Richtung angenommen hat, wird er wieder beschleunigt.

Dies Ergebniss der WEBER'schen Theorie des Gehens findet eine anschauliche Bestätigung in einer sinnreichen graphischen Darstellung MAREY's. Er liess einen Mann im Kreise gehen und dabei eine leichte karousselartige Vorrichtung drehen. Die Axe derselben war zugleich die Axe eines feststehenden berussten Cylinders. Auf diese zeichnete der Stift eines MAREY'schen Kardiographen, der am Arme des Karoussels befestigt war, seine Spurlinie. Die Luft in der Trommel des Kardiographen kommunicirte durch einen Kautschukschlauch mit einem Luftraum, der in der elastischen Sohle des Gehenden eingeschlossen war. Der Kardiographenhebel wurde also jedesmal gehoben, wenn diese Sohle auftrat, und sank wieder, wenn dieselbe vom Boden gehoben wurde. Das wagrechte Fortschreiten der Zeichenspitze des Kardiographen giebt in verkleinertem Maassstabe genau den Fortschritt des Gehenden wieder. Um nun zu sehen, welche Zeit auf jeden Theil des wagrechten Vorschreitens verwendet wurde, liess MAREY durch einen Seitenzweig der Luftleitung auf den Kardiographenhebel noch eine Stimmgabel wirken, so dass derselbe neben den grösseren Schwankungen, die durch den Gang bewirkt wurden, noch kleine Schwingungen von immer gleicher Dauer ausführte. Auf diese Weise erhielt MAREY vom rechten Fusse eines Gehenden die mit *R* bezeichnete Kurve der Fig. 22. Die mit

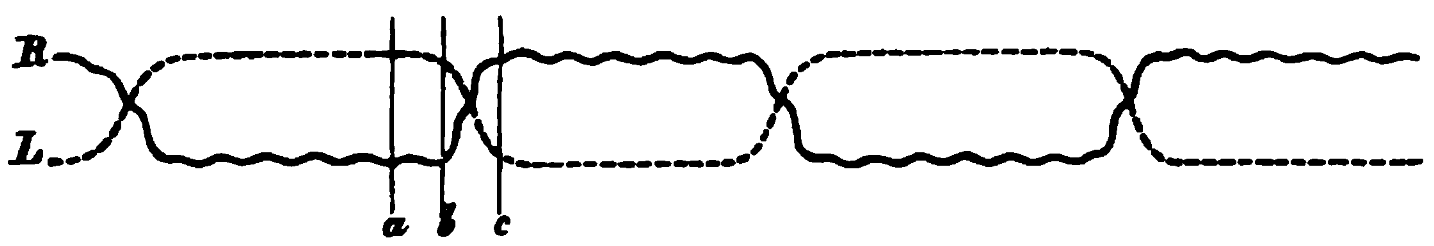



Fig. 22.

*L* bezeichnete punktirte Kurve giebt eine Vorstellung von den gleichzeitigen Zuständen des linken Beines. Man sieht, dass während beide Füsse den Boden berühren und also das rechte Bein stemmend die senkrechte Lage passirt, der Schwerpunkt um eine der Linie *bc* proportionale Strecke vorschreitet, auf diese Wegstrecke wird, wie die kleinen Wellen zeigen, die Zeit von zwei Schwingungen der Stimmgabel verwendet. Unmittelbar vorher hat der Schwerpunkt eine gleiche Wegstrecke *ab* in etwa einer Schwingungsdauer zurückgelegt. Er hat also diese Wegstrecke mit etwa doppelter Geschwindigkeit durchlaufen. Man kann aus der Kurve im Ganzen entnehmen, dass beim Aufsetzen eines Fusses der Körper offenbar zum Theil durch den

dabei unvermeidlich erfolgenden Rückstoss eine ziemlich plötzliche Verzögerung erleidet, und dass dann nach Aufheben des Fusses eine allmähliche Beschleunigung eintritt.

Es ist wohl selbstverständlich, dass auch die Horizontalprojektion der Bahn des Schwerpunktes beim Gehen nicht ganz genau eine gerade Linie sein kann, da die beiden abwechselnd stützenden Beine nicht in der Medianebene liegen. Offenbar muss während das rechte Bein stützt, der Schwerpunkt etwas mehr rechts, während das linke stützt etwas mehr links liegen. Man kann sich hiervon sehr leicht überzeugen, wenn man in einer Richtung geht, in welcher sich ziemlich weit von einander zwei sichtbare Vertikallinien (etwa zwei Stangen) befinden. Fixirt man die entferntere, so tritt das Bild der näheren bald rechts, bald links neben das Bild jener. Diese horizontalen Schwankungen des Körpers hat MAREY graphisch dargestellt und zwar gleichzeitig mit den vertikalen. Der Punkt, dessen Schwankungen registrirt werden, ist übrigens nicht der Schwerpunkt selbst, an den man keine Apparate befestigen kann, sondern das Os pubis. Der gehende Mensch treibt wieder die karousselartige Vorrichtung. Ihr Balken trägt zwei MAREY'sche Luftkissen, deren Hebel mit dem Os pubis des Gehenden verbunden sind. Der eine dieser Hebel ist nur in vertikaler, der andere nur in horizontaler Ebene drehbar und dementsprechend liegt natürlich die Kautschukmembran des ersteren in wagrechter, die des letzteren in senkrechter, der Medianebene des Gehenden paralleler Ebene. Jedes dieser Luftkissen ist mit einem Kardiographen durch einen Kautschukschlauch verbunden. Beide Kardiographen zeichnen an einem in der Mitte des

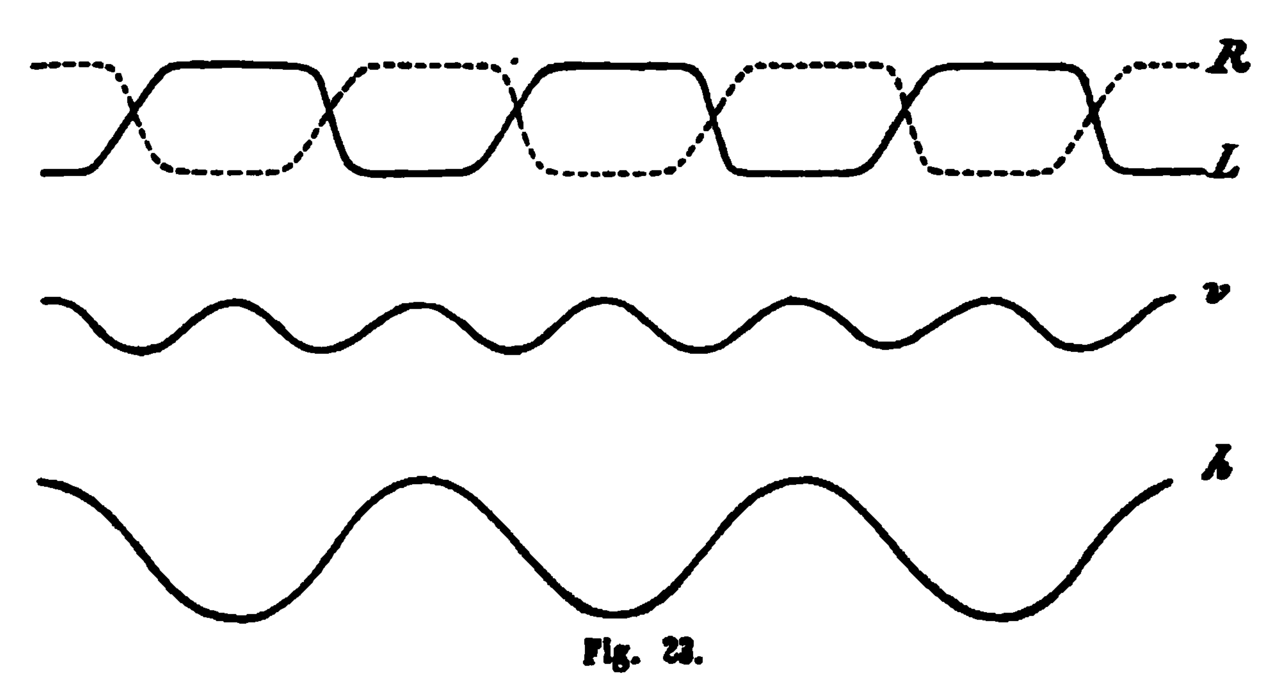



Fig. 23.

Karoussels feststehenden Cylinder, der Zeiger des die wagrechten Schwankungen registrirenden Kardiographen hebt sich, wenn das Os pubis nach rechts ausweicht und umgekehrt. Die Fig. 23 giebt einen solchen Versuch. Oben ist in den Kurven *L* und *R* (letztere punktirt)

zu sehen, wie die beiden Beine abwechselnd stützen und schwingen, die Erhebung der Kurve über die wagrechte deutet das Auftreten des Fusses an, $L$ bezieht sich auf das linke, $R$ auf das rechte Bein. Die Kurve $v$ zeigt die vertikalen, die Kurve $h$ die horizontalen Schwankungen. Man sieht vor Allem, dass die vertikalen Schwankungen doppelt so häufig erfolgen, als die horizontalen, was ja nothwendig ist, da bei jedem Schritt der Körper einmal sinkt und einmal steigt, während er bei dem einen Schritte nach rechts, beim andern nach links ausweicht, also ein Hinundhergang von rechts nach links und zurück erst in der Zeit von zwei Schritten vollendet wird.

Die Amplituden der horizontalen Schwankungen erscheinen auf der von Marey gegebenen Zeichnung etwa doppelt so gross wie die der vertikalen. Daraus würde auf einen doppelten Betrag derselben zu schliessen sein, wenn man annehmen dürfte, dass die beiden Registrirapparate im selben Maassstabe gezeichnet haben. Hierüber macht indessen Marey keine bestimmten Angaben. Dass die wagrechten Schwankungen bedeutend grösser sind als die senkrechten ist übrigens von vornherein sehr wahrscheinlich.

Während der Körper beim Gehen bloss von einem Beine gestützt wird, liegt natürlich sein Schwerpunkt zwar über dem Fusse, nicht aber über dem Kopfe des betreffenden Schenkels, und es übt also die Schwere am Hüftgelenke ein adducirendes Moment aus, dies kann nur im Gleichgewicht gehalten werden durch Spannung der Abduktoren. In der That fühlt man, wenn man beim Gehen die Hand auf den Glutaeus medius legt, jedesmal sowie der betreffende Schenkel die Stützung des Körpers übernimmt, in jenem Muskel eine bedeutende Spannung. Es ist zu vermuthen, dass die enorme Entwickelung der Abduktoren (Glutaeus medius und minimus) vorzugsweise den Zweck hat, den Körper am seitlichen Umsinken beim Gehen zu verhindern, denn zu andern Zwecken ist wohl nicht häufig eine sehr kräftige Abduktion der Beine erforderlich.

Da sowohl die Schwere des hängenden als die Streckkraft des stemmenden Beines nie genau in der Vertikalebene auf den Körper wirken, welche den Schwerpunkt enthält, so wirken beim Gehen stets auch Momente, welche den Körper um das Loth durch seinen Schwerpunkt bald im einen, bald im andern Sinne zu drehen streben. Gleichwohl kommen bei korrektem Gange keine merklichen Oscillationen um die vertikale Axe vor. Eine wesentliche Hülfe zur Vermeidung derselben leisten die Schwingungen der beiden Arme. Während z. B. das linke Bein schräg nach hinten hängt, hängt der rechte

Arm ebenso und der linke Arm schräg nach vorn und vice versa beide Arme bringen in diesen Lagen immer ein entgegengesetztes Drehungsmoment hervor wie das hängende Bein. Ohne Zweifel müssen aber auch die rotatorischen Momente von Hüftgelenkmuskeln zur vollständigen Vermeidung der Oscillationen mitwirken.

Nach den vorstehend entwickelten allgemeinen Gesetzen kann das Gehen mit sehr verschiedener Geschwindigkeit stattfinden, und es lässt sich aus den Gesetzen selbst zum Voraus ersehen, wie die einzelnen in Betracht kommenden Grössen verändert werden müssen,

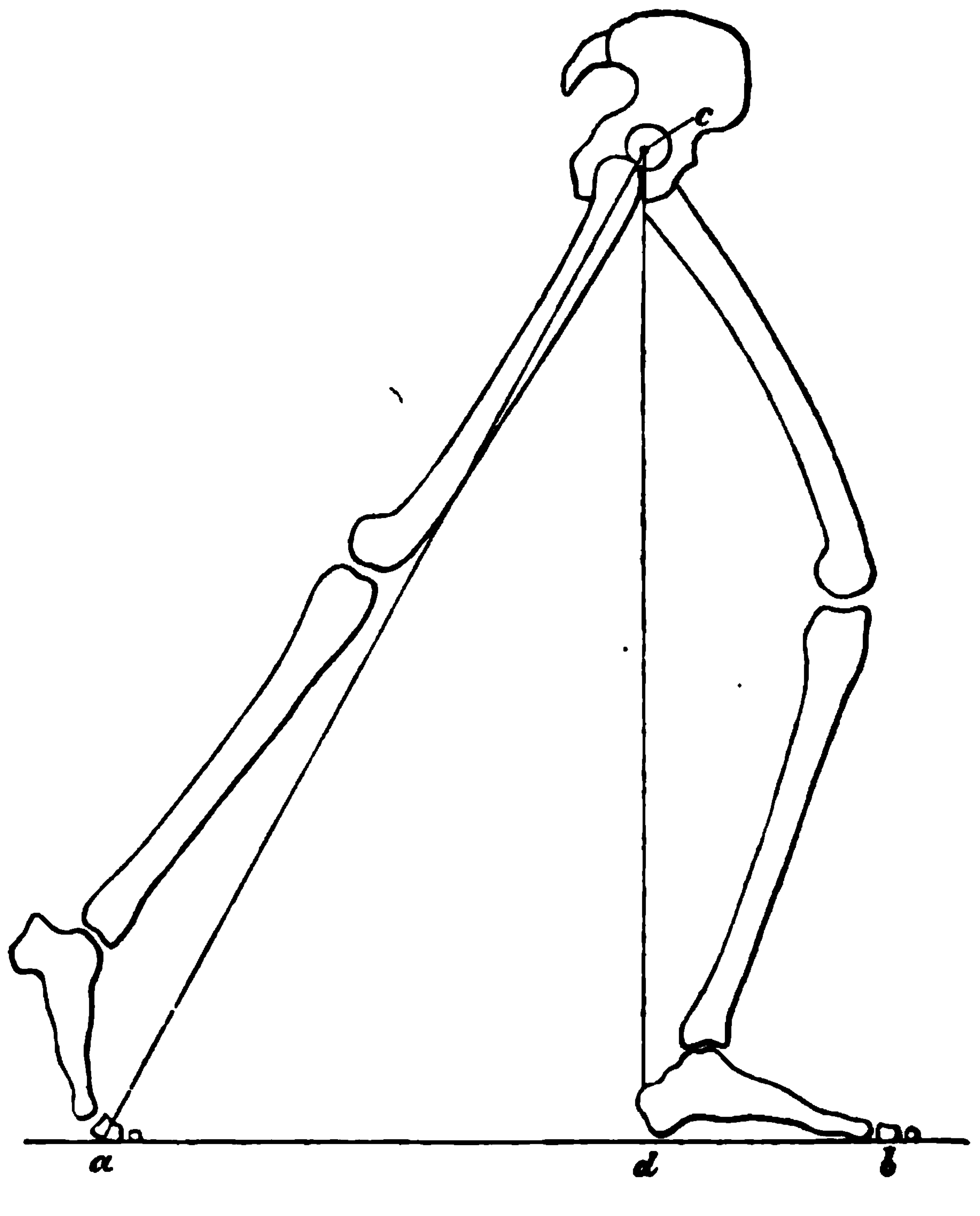



Fig. 24.

um die Geschwindigkeit des Gehens zu vergrössern oder zu verkleinern. Zu diesem Zwecke ist vor Allem erforderlich, die Schrittlänge mit der Höhe, in welcher die Schenkelköpfe über dem Boden getragen werden, in Beziehung zu setzen. Betrachten wir zu diesem Ende die Stellung der beiden Beine in dem Augenblicke, in welchem das hinten angestemmte Bein das Maximum seiner Länge durch Streckung aller Gelenke erreicht hat und im Begriffe ist, vom Boden

gehoben zu werden. In diesem Augenblicke muss nach den entwickelten Gesetzen der Schenkelkopf senkrecht über der Ferse des vorn aufgesetzten Fusses liegen. Unter Schrittlänge versteht man nun bekanntlich die Entfernung entsprechender Punkte zweier aufeinander folgender Fussspuren, z. B. die Entfernung von der Spitze der einen Fussspur zur Spitze der nächsten. In Fig. 24 ist also die Schrittlänge $ab$. Andererseits ist die Entfernung der eben aufzuhebenden Fussspitze von dem Fusspunkte eines Perpendikels durch den Drehpunkt des Hüftgelenkes $c$ die eine Kathete eines rechtwinkligen Dreieckes, dessen Hypothenuse die Länge des vollständig ausgestreckten Beines $ac$ und dessen andere Kathete die Höhe $cd$ ist, in welcher die Schenkelköpfe über dem Boden getragen werden. Da nun im Momente der Erhebung des hinteren Fusses der Schwerpunkt senkrecht über der Ferse $d$ steht, so ist diese Kathete $ad$ gerade um die Länge des Fusses kleiner als die Schrittlänge $ab$. Dadurch ist die Schrittlänge in Beziehung gesetzt mit der Höhe $cd$, in welcher die Schenkelköpfe über dem Boden getragen werden. Nennen wir diese $h$ und die ein für allemal fast konstante Länge des vollständig ausgestreckten Beines von der Fussspitze bis zum Schenkelkopf $l$ sowie die ebenfalls konstante Länge der Fusssohle $f$ so ist die Schrittlänge

$$s = \sqrt{l^2 - h^2} + f.$$

Die obere Grenze der Grösse $ad$ ist selbstverständlich die halbe Spannweite der beiden Beine, d. h. die Hälfte der Entfernung, in welche man die Fussspitzen vorn und hinten aufsetzen kann, während der Rumpf aufrecht gehalten wird. Von der Grösse $h$ ist merkwürdigerweise auch die Schrittdauer abhängig. Je tiefer nämlich die Schenkelköpfe getragen werden, eine desto geneigtere Lage erhält das stemmende Bein, desto grösser ist die Beschleunigung des Körpers, desto weniger dürfen die Beine lange stehen bleiben, wenn sie durch ihre Schwere getrieben den Rumpf wieder einholen sollen, desto vertikaler ist die Stellung des Beines beim Auftreten und kleiner der Zeitraum des Stützens auf beide Beine, desto weniger übertrifft endlich die Dauer eines Schrittes die Hälfte der Dauer einer Schwingung des Beines.

Die halbe Schwingungsdauer des Beines ist die Kleinheitsgrenze der Schrittdauer, welche beim schnellsten Gehen erreicht wird. Es zieht sich dabei der Zeitraum, während welches beide Beine am Boden angestemmt werden, auf Null zurück, indem das schwingende Bein nicht über die senkrechte Gleichgewichtslage hinausschwingt und weiter vorn aufgesetzt wird, sondern es wird in dem Momente,

wo es die Gleichgewichtslage erreicht — also die Hälfte der Schwingung vollendet hat, gerade senkrecht auf dem Boden aufgesetzt und es kann also im selben Momente das hintere Bein den Boden verlassen. Diese bemerkenswerthe Folgerung aus der Weber'schen Theorie des Gehens ist durch Versuche vollkommen bestätigt; die Gebr. Weber fanden nämlich bei einer Person die halbe Schwingungsdauer des schlaff hängenden Beines = 0,346 Sekunden und bei derselben Person die Schrittdauer beim schnellsten Gehen = 0,332 Sekunden. Dass die kürzeste Schrittdauer noch eine Spur kleiner erscheint als die halbe Dauer einer Pendelschwingung ist wohl nicht auf Beobachtungsfehler oder Störungen zu beziehen, sondern darauf, dass Schwingungen des gestreckten Beines zur Messung der Schwingungsdauer dienten, während beim Gehen das Bein in etwas gebogenem Zustande seine Schwingung vollführt. In der überraschend genauen Uebereinstimmung der soeben angegebenen Zahlen liegt beiläufig bemerkt der mathematische Beweis für den öfters angezweifelten Kardinalsatz der „Mechanik der Gehwerkzeuge“ dass das hängende Bein lediglich unter dem Einflusse der Schwere also wie ein Pendel schwingt. Auch die in den obigen Sätzen implicite ausgedrückte Thatsache, dass grosse Schritte von kürzerer Dauer sind als kleine, ist nur aus der Weber'schen Pendeltheorie zu verstehen. Bei kleinen Schritten nämlich ist der Schwingungsbogen des hängenden Beines zwar in Graden gemessen kleiner als bei grossen, aber er ist ein grösserer Bruchtheil der ganzen Schwingung, die eben bei kleinen Schritten von einer geringeren Maximalelongation anfängt. Deswegen braucht das Bein zur Zurücklegung des kleineren Bogens mehr Zeit als zum Durchlaufen des absolut grösseren Bogens bei grossen Schritten. Wenn andere Kräfte als die Schwere eine wesentliche Rolle spielten, wäre dies nicht möglich. Wenigstens müssten diese Kräfte auch wie die Schwere jederzeit eine der Elongation proportionale tangentiale Komponente besitzen. Bis zu einem gewissen Grade würde dies allerdings für die Spannung der Schenkelbeuger gelten, aber doch bei weitem nicht in dem Grade, wie es erforderlich wäre, um die Thatsachen im Einzelnen zu erklären.

Eine Anschauung davon, wie in Wirklichkeit die Schrittdauer bei abnehmender Schrittlänge zunimmt, kann nachstehende Tabelle geben, wo zusammengehörige Werthe der Schrittdauer, Schrittlänge bei natürlichem Gehen derselben Person mit verschiedener Geschwindigkeit nach den Messungen der Gebr. Weber zusammengestellt sind.

| Schrittdauer. | Schrittlänge. | Geschwindigkeit. |
|---|---|---|
| 0,335″ | 0,851 m | 2,397 m./sec. |
| 0,394 | 0,835 | 2,119 |
| 0,417 | 0,804 | 1,928 |
| 0,460 | 0,804 | 1,748 |
| 0,480 | 0,790 | 1,646 |
| 0,507 | 0,762 | 1,503 |
| 0,562 | 0,724 | 1,288 |
| 0,572 | 0,712 | 1,245 |
| 0,604 | 0,668 | 1,106 |
| 0,630 | 0,658 | 1,044 |
| 0,663 | 0,629 | 0,949 |
| 0,668 | 0,629 | 0,942 |
| 0,726 | 0,595 | 0,819 |
| 0,760 | 0,572 | 0,753 |
| 0,846 | 0,530 | 0,627 |
| 0,860 | 0,543 | 0,631 |
| 0,905 | 0,493 | 0,545 |
| 0,966 | 0,448 | 0,464 |
| 1,030 | 0,430 | 0,417 |
| 1,050 | 0,398 | 0,379 |

Nur sehr wenig kann das Verhältniss von Schrittdauer und Schrittlänge willkürlich abgeändert werden.

Eine Gangart wird in der „Mechanik der Gehwerkzeuge" noch besonders unter dem Namen des Gehens im „gravitätischen Schritte" ausgezeichnet. Ihr Wesen besteht darin, dass das schwingende Bein in seiner Schwingung so weit über die Vertikale hinaus geht, dass es vorn aufgesetzt mit der Vertikalen einen grösseren Winkel bildet als das hinten stemmende Bein. Dies letztere fährt daher noch eine Zeit lang fort, die Last des Körpers wesentlich zu tragen. Diese Gangart ist demnach besonders geeignet zum Gehen im Dunkeln auf unbekanntem Boden, weil man denselben dabei mit dem vorn aufgesetzten Fusse zuerst gleichsam betastet, ohne sich sofort darauf zu stützen. Die Schritte können bei dieser Gangart natürlich nur sehr klein sein und müssen sehr lange dauern, da die ganze Elongation der Schwingung des Beines nur sehr klein sein kann, aber fast ganz oder ganz vom schwingenden Bein zurückgelegt wird und noch dazu der Zeitraum des Stehens auf beiden Füssen sehr lang ist. Nach den entwickelten Hauptsätzen werden beim gravitätischen Schritte die Schenkelköpfe sehr hoch getragen.

---

## DRITTES CAPITEL.

# Das Laufen.

---

Unter „Laufen“ verstehen wir eine Fortbewegungsart des Körpers durch die Beine, welche sich vom Gehen dadurch unterscheidet, dass bei ihr nie beide Füsse zugleich den Boden berühren, dass vielmehr abwechselnd Zeiträume aufeinander folgen, während welcher ein Bein auf dem Boden steht und während welcher kein Fuss den Boden berührt, also der Körper frei fliegt. Da bei diesem freien Fliegen der Körper eine ziemlich grosse Strecke in wagrechter Projektion durchmessen kann, so hat die Schrittlänge nicht zur oberen Grenze die halbe Spannweite der gestreckten Beine. Andererseits ist hier die obere Grenze der Schrittdauer die halbe Schwingungsdauer des Beines. In der That muss bei dieser Bewegungsart das Bein stets gerade senkrecht, also nach Vollendung der halben Schwingung aufgesetzt werden, da es sogleich die Rolle der Stütze ganz übernehmen muss. Diese halbe Schwingung fällt aber zum Theil noch in den Bereich der Dauer des vorhergehenden Schrittes, denn die Schwingung dieses Beines muss ja schon begonnen haben, ehe das andere Bein aufgesetzt wurde, da eben jedem Aufsetzen eines Beines ein Zeitraum des Schwebens beider Beine vorangeht. Beim Laufen ist daher die Schrittdauer kleiner und es kann die Schrittlänge grösser sein als beim Gehen, mithin ist die Geschwindigkeit im Allgemeinen grösser.

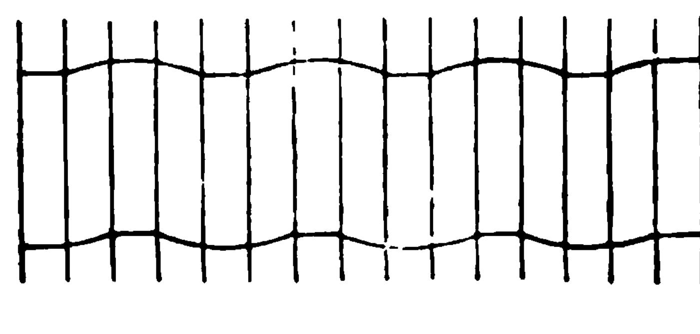


Fig. 25.

Stellen wir die abwechselnden Zustände der Beine beim Laufen wieder durch ein ähnliches Schema, wie das S. 326 für das Gehen gegebene dar. Die Zeit des Schwebens eines Beines wird durch einen Bogen, die Zeit des Stehens durch einen geraden Strich bezeichnet. Die obere Zeichenreihe soll für das linke, die untere Zeichenreihe für das rechte Bein gelten.

Die Fig. 25 stellt in dieser Weise die Dauer von 10 Schritten dar. Im ersten Augenblicke dieser Darstellung wird der linke Fuss vorn senkreckt auf den Boden gesetzt und zwar meist in noch mehr gebogener Lage als beim schnellsten Gehen, damit die Arbeit bei

der Streckung ausreicht, dem Körper die Wurfbewegung zu ertheilen. Das rechte Bein hat in diesem Augenblicke schon einen Theil seiner Schwingung ausgeführt. Nun fängt das linke Bein sofort an, sich zu strecken, während beim Gehen das vorn aufgesetzte Bein im ersten Augenblicke noch weiter gebogen wird. Durch die Streckung des linken Beines wird der Körper am Sinken gehindert und schiesst wagrecht weiter. Bei der grossen Energie, mit welcher hier die Streckung vollführt wird, ist sie bald beendet, noch ehe das rechte Bein zur senkrechten Lage gekommen ist. Dadurch hat der Schwerpunkt eine sehr bedeutende, etwas schräg aufwärts gerichtete Geschwindigkeit erlangt, mit welcher er, nachdem der linke Fuss den Boden auch verlassen hat, in sehr flach parabolischer Bahn, d. h. fast wagrecht frei weiter fliegt. In diesem Zeitraum vollendet das rechte Bein seine Schwingung und wird in dem durch den dritten Vertikalstrich der Fig. 25 bezeichneten Augenblick auf den Boden aufgesetzt. Während nun das linke Bein weiterschwingt, streckt sich das rechte wie vorher das linke und wirft in dem durch den vierten Vertikalstrich bezeichneten Augenblick den Körper frei in die Luft und derselbe fliegt wieder bis der linke Fuss (fünfter Vertikalstrich) aufgesetzt wird. Hiermit sind zwei Schritte vollendet und es beginnt mit diesem Augenblicke der soeben beschriebene Cyklus von Bewegungen von neuem.

In den meisten Fällen werden, wie aus den vorstehenden Sätzen hervorgeht, beim Laufen die Schenkelköpfe noch tiefer über dem Boden getragen, als selbst beim schnellsten Gehen. Merkwürdigerweise sind die vertikalen Schwankungen des Körper beim Laufen noch geringer als beim Gehen. Sie betragen nur etwa 21 mm.

| Schrittdauer. | Schrittlänge. | Geschwindigkeit. |
|---|---|---|
| 0,247″ | 1,753 m | 6,66 m. sec. |
| 0,268 | 1,542 | 5,745 |
| 0,293 | 1,284 | 4,383 |
| 0,301 | 1,209 | 4,021 |
| 0,314 | 1,138 | 3,623 |
| 0,319 | 1,018 | 3,194 |
| 0,326 | 0,934 | 2,862 |
| 0,317 | 0,819 | 2,584 |
| 0,303 | 0,718 | 2,367 |
| 0,304 | 0,610 | 2,003 |
| 0,304 | 0,519 | 1,706 |
| 0,305 | 0,416 | 1,364 |
| 0,301 | 0,315 | 1,047 |

In vorstehender Tabelle sind einige numerische Data der Weber-schen Versuche über Schrittdauer, Schrittlänge und Geschwindigkeit beim Laufen verzeichnet. Man sieht aus dieser Tabelle, verglichen mit der S. 339 für das Gehen gegebenen, dass die Schrittdauer beim Laufen überhaupt nur wenig variirt und dass die Verschiedenheit der Geschwindigkeit hauptsächlich durch Verschiedenheit der Schrittlänge bedingt ist. Mit abnehmender Schrittlänge nimmt anfangs die Schrittdauer zu bis 0,326″, welche der kürzesten Schrittdauer beim Gehen, 0,335″, nahe kommt, sie aber nicht ganz erreicht, was mit dem obigen Satze zusammenstimmt, dass die Schrittdauer beim Laufen stets kleiner sein muss als die halbe Pendelschwingung des Beines, während sie beim Gehen grösser oder mindestens gleich dieser sein muss. Bei noch weiterer Abnahme der Schrittlänge nimmt die Schrittdauer wieder ab, jedoch nur wenig, indem sie sich bei den kleinsten Schrittlängen ziemlich konstant auf etwas über 0,30″ hält. Es kann also für einen bestimmten Werth der Schrittdauer innerhalb gewisser Grenzen die Schrittlänge zwei verschiedene Werthe haben. So entspricht z. B. in obiger Tabelle der Schrittdauer 0,319 (resp. 0,317, die ihr gleich gelten mag, weil im zweiten Theil der Tabelle die Zahl 0,319 nicht genau vorkommt) einerseits die Schrittlänge 1,018 m., andererseits die Schrittlänge 0,819 der Schrittdauer 0,301″ entsprechen die Schrittlängen 1,209 und 0,315 m. Diese merkwürdige Erscheinung lässt sich am leichtesten durch folgende Ueberlegung verstehen. Zunächst beachte man, dass nach den allgemeinen Sätzen über das Wesen des Laufens die Schrittdauer stets gleich ist der halben Schwingungsdauer des Beines vermindert um die Zeit, während welcher der Körper ohne Stütze schwebt. Nun wollen wir ausgehen von der Art des Laufens, die sich vom schnellsten Gehen nur eben merklich unterscheidet, d. h. wo der Zeitraum des Schwebens nahezu gleich Null ist, und wollen zu andern Arten dadurch übergehen, dass wir diesen Zeitraum wachsen lassen. Dabei kann entweder die Höhe der Schenkelköpfe über dem Boden von dem ursprünglichen Werthe aus vergrössert oder verkleinert werden. Somit kommen wir zu einer bestimmten Schrittdauer mit zwei verschiedenen Werthen dieser Höhe und diese Werthe sind dann maassgebend für die S c h r i t t l ä n g e. Ist nämlich die Höhe der Schenkelköpfe noch kleiner als beim schnellsten Gehen, so wirkt die Streckkraft des sehr schräg angestemmten Beines so stark wagrecht beschleunigend, dass in dem Zeitraum des Schwebens der Körper weiter fliegen kann als die eine Kathete des rechtwinkligen Dreieckes, dessen Hypothenuse die Länge des gestreckten Beines und dessen andere Kathete die Höhe der

Schenkelköpfe ist. Dadurch entsteht für die betrachtete Schrittdauer eine Schrittlänge, die grösser ist als die Schrittlänge beim schnellsten Gehen.

Gelangt man zu derselben Schrittdauer, indem man mit dem Zeitraum des freien Fliegens zugleich die Höhe der Schenkelköpfe über dem Boden wachsen lässt, dann wirkt die Streckkraft des angestemmten Beines nicht so stark horizontal beschleunigend, um den Körper während der Flugzeit eine grössere Strecke durchfliegen zu lassen und es kommen kleinere Schritte heraus als beim schnellsten Gehen.

Es giebt noch eine besondere Art des Laufens, welche sich von der beschriebenen und von den Gebr. Weber als „Eillauf" bezeichneten wesentlich unterscheidet. Bei dieser zweiten Art des Laufens — in der „Mechanik der Gehwerkzeuge „Sprunglauf" genannt — sind die Schritte ebenfalls im Allgemeinen grösser als beim Gehen, aber es ist auch die Dauer des Schrittes bedeutend grösser als beim Eillauf. Unter den Begriff des Laufens fällt diese Fortbewegungsart durch das Merkmal, dass auch bei ihr in jeder Schrittdauer ein Zeitraum enthalten ist, während dessen kein Bein den Boden berührt. Ihr Wesen besteht darin, dass das vorn aufgesetzte Bein nicht sogleich die Funktion des Stemmens übernimmt, sondern noch eine Zeit ganz schlaff bleibt, während welcher der vom hinteren Bein aufgeworfene Schwerpunkt in seiner parabolischen Bahn nach vorn und unten weiter geht. Aus diesem Grunde braucht nun der Fuss beim Aufsetzen nicht senkrecht unter dem Körper zu stehen, sondern er kann den Boden viel weiter vorn berühren, denn der Schwerpunkt des Körpers rückt, wenn ihn das vorn aufgesetzte Bein eben nicht durch Stemmen zurückhält, in seiner Flugbahn von selbst senkrecht über den Fuss. Sowie nun dies eingetreten ist, fängt die Streckkraft des jetzt sehr gebogenen Beines an zu wirken und zwar sehr plötzlich und intensiv, so dass dem Körper eine grosse schräg aufwärts gerichtete Geschwindigkeit ertheilt wird, vermöge deren er hoch auffliegt. Dadurch wird die Zeit des Steigens und Fallens sehr gross und es kann das schon in der Schwingung begriffene Bein nun über die Gleichgewichtslage hinausschwingen, d. h. mehr als eine halbe Schwingung vollenden und gerade desshalb wird es dann auch weit vor dem Loth durch den Schwerpunkt mit dem Boden in Berührung gebracht und im Schwingen aufgehalten. Die obere Grenze der Schrittdauer ist hier also nicht wie beim Eillaufe die halbe, sondern die ganze Schwingungsdauer des Beines, hinter welcher aber die Schrittdauer beim Sprunglaufe in Wirklichkeit immer sehr zurück-

bleiben muss, denn es ist die Schrittdauer vermehrt um die Zeit des freien Fliegens, höchstens der ganzen Schwingungsdauer des Beines gleich. Diese Zeit des freien Fliegens ist ja aber gerade beim Sprunglaufe besonders gross.

Nachstehende, der „Mechanik der Gehwerkzeuge" entnommene Tabelle giebt einige Beobachtungsdata über die Abhängigkeit zwischen Schrittdauer, Schrittlänge und Geschwindigkeit der Fortbewegung bei verschiedenen Arten des Sprunglaufes.

| Schrittdauer. | Schrittlänge. | Geschwindigkeit. |
|---|---|---|
| 0,460″ | 1,243 m | 2,702 m./sec. |
| 0,468 | 1,578 | 3,372 |
| 0,455 | 1,688 | 3,710 |
| 0,411 | 1,809 | 4,402 |
| 0,404 | 1,977 | 4,894 |

---

## Einige im Texte nicht citirte neuere Literatur der speciellen Bewegungslehre.

**1856.** H. Meyer, Lehrbuch der physiologischen Anatomie. — Langer, Mittellage der Gelenke. Ztschr. d. Ges. d. Aerzte zu Wien. Januar. — Derselbe, Ueber das Sprunggelenk der Säugethiere und des Menschen. Denkschr. der Wiener Academie. — Henke, Die Bewegung des Fusses am Sprungbein. Ztschr. f. rat. Med. VII. S. 225. — Derselbe, Die Bewegung des Beines am Sprungbein. Ztschr. f. rat. Med. VIII. S. 149. — Beveridge, On the lateral movement of the foot. Edinbourgh med. journ. April. — Duchenne, Physiologie des mouvements du pied. Gaz. d. hôpit. Nr. 66.

**1857.** Harless, Die statischen Momente der menschlichen Gliedmaassen. Verhandl. der Münchener Acad. — Giraud-Teulon, Principes de mecanique animale. — Helmholtz, Ueber Muskeln der oberen Extremität. Allg. med. Centralztg. No. 11. — Henke, Die Bewegungen zwischen Atlas und Epistropheus. Ztschr. f. rat. Med. II. S. 114. — Derselbe, Die Kontroversen über die Fussgelenke. Ebenda S. 163. — L. Fick, Hand und Fuss. Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 435.

**1858.** Langer, Ueber inkongruente Charniergelenke. Sitzungsber. d. Wiener Acad. XXVII. S. 182. — Derselbe, Das Kniegelenk des Menschen. Ebenda XXXII. S. 99.

**1859.** L. Fick, Ueber die Gestaltung der Gelenkflächen. Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 657. — Henke, Die Bewegungen des Kopfes in den Gelenken der Halswirbelsäule. Ztschr. f. rat. Med. VII. S. 49. — Derselbe, Die Aufhängung des Armes in der Schulter durch den Luftdruck. Ztschr. f. rat. Med. VII. S. 263. — Derselbe, Die Bewegungen der Handwurzel. Ebenda VII. S. 27. — Derselbe, Der Mechanismus der Doppelgelenke mit Zwischenknorpeln. Ebenda VIII. S. 48. — Langer, Die Bewegungen der Gliedmaassen, insbesondere der Arme. Wiener med. Wochenschr. Nr. 11 u. 12. — Aeby, Die Muskeln des Vorderarmes und der Hand bei Säugethieren und beim Menschen. Ztschr. f. wiss. Zool. X. — Osborne, On some actions performed etc. Dublin quarterly journ. of med. science.

**1861.** Langer, Ueber die Fixirung des Humeruskopfes in der Schulterpfanne. Ztschr. d. Ges. d. Aerzte zu Wien. — Derselbe, Einiges über die Bewegung der Bandscheiben im Kniegelenk. Ebenda. — Henke, Antikritik betreffend das Kniegelenk. Ztschr. f. rat. Med. XIV. S. 243.

**1863.** Henke, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. — Busch, Ueber die Funktion des Serratus major. Arch. f. klin. Chirurgie IV. S. 39.

**1864.** Parow, Studien über die physikalischen Bedingungen der aufrechten Stellung. Arch. f. pathol. Anat. XXXI. S. 74. — Haughton, Notes on animal mechanics. Med. times II. p. 638.

**1865.** Rose, Die Mechanik des Hüftgelenkes. Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 521.

**1866.** Cleland, On the action of muscles passing over more than one joint. Journ. of anat. and physiol. November.

**1867.** Duchenne, Physiologie des mouvements. — Koster, De Drukking der lucht op het heupgewicht. Nederl. Arch. v. Genees- en Naturkunde III. p. 21. — H. Meyer, Die Mechanik des Sitzens. Arch. f. pathol. Anat. XXXVIII. S. 15. — Bert, Notes diverses sur la locomotion. Paris 1867. — Koster, De draiing van het hoofd in de articulatio atlanto-occipitalis. Nederl. Arch. III. p. 27.

**1868.** Henke, Flexions- und Rotationsmuskeln. Ztschr. f. rat. Med. XXXIII. S. 108. — Derselbe, Kontroversen über Hemmung und Schluss der Gelenke. Ebenda S. 126. — Derselbe, Die Leistungen der Wirkungen von Muskeln auf das Hüftgelenk beim Stehen und Gehen. Ebenda S. 116. — Derselbe, Ueber Insufficienz der Länge der Muskeln. Ebenda S. 141.

**1869.** H. Meyer, Ueber die Kniebeugung in dem abstossenden Beine und über die Pendelung des schwingenden Beines im gewöhnlichen Gange. Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 1. — Hüter, Ueber Längeninsufficienz der bi- und polyarthrodialen Muskeln. Arch. f. pathol. Anat. XLVI. S. 37. — Prompt, Recherches sur la theorie de la marche. Gaz. méd. No. 19—31.

**1870.** Haughton, On some elementary principles of animal mechanics. Proceed. roy. soc. XVIII. p. 22.

**1871.** Haughton, On the principle of least action in nature illustrated by animal mechanics. Brit. med. Journ. CLXXXVII. p. 549. — Henke, Bemerkungen über die Beweglichkeit der Wirbelsäule und ihre Haltung beim Stehen und Gehen. Rostock 1871.

**1872.** Volkmann, Ueber die Drehbewegung des Körpers. Arch. f. pathol. Anat. LVI. S. 467. — Henke, Beitr. zur Anatomie des Menschen mit Beziehung auf Bewegung. 1. Heft. Leipzig, Winter. — Schlagdenhauffen, Considerations mecaniques sur les muscles. Journ. d. l'anat. et d. physiol. VIII. p. 550.

**1873.** König, Zur Mechanik des Hüftgelenks. Centralbl. f. d. med. Wiss. XI. S. 34 und Deutsche Ztschr. f. Chirurgie III. S. 256. — Carlet, Essai experimental sur la locomotion humaine. Ann. d. sc. nat. — Marey, La machine animale. Paris, Baillère. — Haughton, Principles of animal mechanics. London, Longmans. — H. Meyer, Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig, Engelmann.

**1874.** Kollmann, Mechanik des menschlichen Körpers. München, Oldenbourg. — Marey, Nouvelles expériences sur la locomotion humaine. Compt. rend. LXXIX. p. 125. — Lecomte, Des mouvements de rotation de la main. Arch. gén. d. méd. August. II. p. 129. — Radcliffe, Ueber Synthese der Bewegung. Journ. of anat. VIII. p. 300. — Pettigrew, La locomotion chez les animaux. Paris, Baillère.

**1875.** Metzger und Donders, Ueber den Luftdruck als mechanisches Mittel zur Fixation des Unterkiefers gegen Oberkiefer. Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 89. — Murisier, Ueber die Formänderungen, welche der lebende Knochen unter dem Einflusse mechanischer Kraft erleidet. Arch. f. Pathol. u. Pharmokol. III. S. 325. — Marey, Nouvelles experiences sur la locomotion humaine. Compt. rend. LXXIX. p. 125. — Aeby, Gelenke und Luftdruck. Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 5.

**1876.** Rauber, Ueber den mechanischen Werth einiger Querschnittsformen der Knochen. Sitzungsber. d. naturf. Ges. zu Leipzig. 1875. S. 100. — Derselbe, Elasticität und Festigkeit der Knochen. Leipzig, Engelmann. — Aeby, Beitr. zur Kenntniss der Gelenke. Deutsche Ztschr. f. Chirurgie VI. S. 354. — Albert, Zur Mechanik des Hüftgelenkes. Wiener med. Jahrbücher S. 105. — Pütz, Zur Anatomie und Physiologie des Sprunggelenkes. Berner Dissertation.

**1877.** Aeby, Die Gestalt des Femurkopfes. Wiener med Jahrbücher. Heft 1. S. 75. — Albert, Zur Mechanik des Hüftgelenkes. Ebenda S. 291. — Derselbe, Zur Mechanik des Schultergürtels. Ebenda S. 190. — Albrecht, Zur Anatomie des Kniegelenkes. Deutsche Ztschr. f. Chirurgie VII. S. 433. — Clark, The ancle-joint of man. Berner Dissertation. — Buchner, Kritische und experimentelle Studien über den Zu-

sammenhalt des Hüftgelenkes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1877. S. 22. — van Braam-Houkgeest, Ueber den Einfluss des Luftdruckes auf den Zusammenhalt der Gelenke. Ebenda S. 381. — Guerin, Sur les mouvements de flexion et d'inclinoison latérales de la colonne vertebrale. Bull. d. l'acad. d. méd. 1877. No. 7. — Lecomte, Le coude et la rotation de la main. Arch. gén. Mai 1877. — Lewinski, Der Mechanismus der Schultergürtelbewegungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. S. 196. — Garrod, On the mechanism of the intervertebral substance and on some effects of the erect position of man. Proceed. Zool. Soc. — Eugen Fick, Zur Mechanik des Kniegelenkes. Arch. f. Anat. u. Physiol.

1878. Eugen Fick, Zur Mechanik des Hüftgelenkes. Arch. f. Anat. u. Physiol.

---

Von den übrigen Theilen der speciellen Bewegungslehre sind die Bewegungen des Herzens und der Gefässe, sowie die Athembewegungen im vierten, die Stimme und Sprache im vorliegenden, die Kaubewegung und die Bewegungen der Eingeweide im fünften, die Augenbewegungen im dritten Bande dieses Werkes abgehandelt.

---

# SACHREGISTER

## ZUM ERSTEN BANDE.

(Die stark gedruckten Zahlen bezeichnen den Theil des ersten Bandes.)

## A.



## B.

## E.



## F.

## G.

## H.



## I.



## K (s. auch C).

## L.



## M.

## N.

## T.

## X.



## Z.

# Nachträge und Berichtigungen
## zum 1. Bande.

**I. Theil** (siehe auch die Bemerkungen daselbst S. 260).

Seite XII (Inhaltsverzeichniss): Die Note sollte vor der Ueberschrift Chemie etc. stehen.

Seite 285 f., 301 f., 303, 325, 334: Seit dem Erscheinen des 1. Theils hat R. STINTZING (Arch. f. d. ges. Physiol. XX. S. 289. 1879) seine Angaben über den hohen Kohlensäuregehalt der Muskeln, welche auf noch nicht aufgeklärten Umständen beruhten, vollständig zurückgezogen, so dass es vor der Hand bei den Resultaten HERMANN's sein Bewenden hat. In Folge dessen werden auch die an die Untersuchung von PFLÜGER & STINTZING anknüpfenden Bemerkungen gegenstandslos. (O. Nasse.)

**II. Theil.**

Seite 89, Zeile 8 v. unten lies Die Haupt-Register statt Die Register.
„ 170, Zeile 1, lies III. statt II.
„ 209 u. folgende bis 226: Von der Ueberschrift D) Die Verschlusslaute ab ist in der Numerirung und Schriftgattung der Titel und Untertitel ein Versehen untergelaufen; die Numerirung muss so sein wie sie im Inhaltsverzeichniss angegeben ist.

---

Druck von J. B. Hirschfeld in Leipzig.

